P. 260 c2
2ème ex.

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série B, Botanique

TOME XVIII

FASCICULE UNIQUE

J. POTY, J.-L. HAMEL, P. FAURE, S. BISSON,
S. GUILLEMET, C. GUERVIN et C. LE COQ

CONTRIBUTION A LA CARYOLOGIE DE QUELQUES VÉGÉTAUX CULTIVÉS DANS LES SERRES DU MUSÉUM

ESSAIS DE CARYO-TAXINOMIE II

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)

1968

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série B, Botanique

TOME XVIII

FASCICULE UNIQUE

J. POTY, J.-L. HAMEL, P. FAURE, S. BISSON, S. GUILLEMET, C. GUERVIN et C. LE COQ

CONTRIBUTION A LA CARYOLOGIE DE QUELQUES VÉGÉTAUX CULTIVÉS DANS LES SERRES DU MUSÉUM

ESSAIS DE CARYO-TAXINOMIE II

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1968

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

BIBL. DU
MUSEUM
D HIST.
NATUR.

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série B, Tome XVIII, Fascicule unique

CONTRIBUTION À LA CARYOLOGIE DE QUELQUES VÉGÉTAUX CULTIVÉS DANS LES SERRES DU MUSÉUM

ESSAIS DE CARYO-TAXINOMIE II

INTRODUCTION

par

J.-L. HAMEL

Ce second recueil rassemblant cinq essais de caryo-taxinomie est dédié à M. le Professeur André GUILLAUMIN. C'est lui, en effet, qui, lorsqu'il fut nommé Professeur de Culture, voulut la création d'une équipe de caryologistes afin d'accroître le champ d'investigation du laboratoire dont il prenait la direction. Sans lui aucune recherche de ce genre n'aurait été possible au Muséum dés cette époque. Qu'il veuille bien trouver en ces pages la marque de notre profonde reconnaissance et tout spécialement de la mienne, car il y a juste trente ans qu'il me demanda de rester près de lui pour me consacrer à cette discipline et me fit nommer Attaché au Muséum dans son service.

Il me semble inutile de rappeler l'esprit dans lequel ce fascicule a été composé. Il n'est en effet que la continuation du premier (1). Comme lui, il groupe des travaux effectués dans le Laboratoire de Biologie Végétale Appliquée sur des végétaux cultivés, à trois exceptions près, dans les Serres du Jardin des Plantes.

Le premier est une contribution à la caryologie des Sterculiacées faite par Mme J. POTY et J.L. HAMEL. Le second présente la réponse que Mme P. FAURE tente de donner à la question posée par les morphologistes au sujet de la valeur de la famille des Myrsinacées qui, pour certains d'entre eux, doit être scindée en deux ou trois familles. Les derniers concernent d'une part, les familles groupées dans l'ordre des Scitaminées, examinées par Mlle S. BISSON, S. GUILLEMET et moi-même, d'autre part quelques Commélinacées étudiées par C. GUERVIN et C. LE COQ. Enfin, comme les affinités de ces végétaux avec les Broméliacées sont très souvent admises, il a paru souhaitable de voir s'il existait entre elles des relations sur le plan de la caryologie.

Au seuil de ce Mémoire, il m'est agréable de remercier au nom de tous M. ROSE, Assistant au Service des Cultures, pour l'aide apportée dans le choix des espèces qu'il a la charge de rassembler et de conserver dans les Serres du Muséum et dans la récolte de notre matériel d'étude, Mme JOLINON et Mlle NEPVEU, qui ont assuré une grande partie du travail technique de fixation, de montage, de coloration et ont participé aussi à de nombreux travaux photographiques, Mlle COURRIC et Mme FILLEAU, qui ont rédigé, la première, les résumés de langue anglaise, la seconde ceux de langue allemande.

(1) Mémoires du Muséum, nouvelle série, Botanique, t. XVI, 1965, p. 1-125.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

Pages

J. Poty, J.-L. Hamel, Contribution à l'étude caryo-taxinomique des Sterculiacées..... 3

P. Faure, Contribution à l'étude caryo-taxinomique des Myrsinacées et des Théophrastacées..... 37

S. Bisson, S. Guillemet, J.-L. Hamel, Contribution à l'étude caryo-taxinomique des Scitaminées..... 59

1. Les Musacées..... 60
2. Les Zingibéracées..... 78
3. Les Cannacées..... 105
4. Les Marantacées..... 108
5. Les Scitaminées..... 133

C. Le Coq, C. Guervin, Caryologie des Commelinacées. III. Le genre *Tripogandra* Raf..... 147

C. Guervin, J.-L. Hamel, C. Le Coq, Considérations caryo-évolutives à propos des Broméliacées, des Commélinacées et des Scitaminées..... 165

Source : MNHN, Paris

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE CARYO-TAXINOMIQUE DES STERCULIACÉES

(avec les planches I á V)

par

J. POTY et J.-L. HAMEL

Les Sterculiacées forment une famille ancienne, connue depuis le crétacé inférieur et groupant une cinquantaine de genres et environ mille espèces, presque exclusivement intertropicales. Elle ne compte, mises á part les Lasiopétalées, que de très rares représentants dépassant les limites des Tropiques. Cependant il est remarquable de constater qu'à l'exception de quelques herbes, aucune espèce ne se trouve en même temps sur la partie orientale et la partie occidentale du globe.

Du point de vue de la caryologie, elle est encore peu connue, sauf pour les genres *Ayenia* et *Cola* qui ont fait l'objet de monographies récentes. C'est pourquoi, il a paru intéressant d'apporter quelques résultats nouveaux en ce domaine et de les utiliser avec ceux précédemment acquis pour ébaucher un schéma évolutif, utile peut-être comme hypothèse de travail pour des recherches ultérieures.

Les Sterculiacées sont des arbres et des arbustes, mais elles peuvent être des plantes herbacées et parfois des lianes. Elles ont des feuilles alternes et stipulées, entières, parfois lobées ou digitées. Leurs fleurs sont hermaphrodites ou unisexuées par avortement. Leurs étamines, disposées en deux cycles, sont soudées en un tube ou groupées en faisceaux distincts. En général un des deux cycles est staminodial. Elles sont souvent portées ainsi que les carpelles, habituellement au nombre de 5, sur une sorte de disque, ou colonne, dit androgynophore.

Les fruits sont des capsules loculicides (Dombéyées), parfois ailées (*Mansonia*) ou des baies (*Théobroma*). Ils contiennent une ou plusieurs graines par loge. Ces graines ont quelquefois plus de deux cotylédons. Elles sont albuminées ou exalbuminées. Certaines sont ailées ou arillées.

*
* *

La position systématique des Sterculiacées semble avoir suscité de nombreux problèmes aux différents auteurs qui s'y sont intéressés. Certains en font une famille autonome, comme le rappelle Bodard (1962), Ventenat (1790), Lindley (1847), Warming (1890), tandis que d'autres, comme De Jussieu (1789), les rattachent aux Malvacées. Enfin il arrive qu'on les considère comme une simple tribu dépendant des Byttnériacées (De Candolle (1824). En 1890 (publié en 1895) K. Schumann dans « Die natürlichen Pflanzenfamilien » sépare les Malvacées des Sterculiacées, mais il les place dans l'ordre des Malvales. Celui-ci groupe, en effet, quatre familles principales formant un ensemble assez homogène ; les Sterculiacées, les Malvacées, les Bombacacées, et les Tiliacées. A cet ensemble il adjoint les Elaeocarpacées et avec certains doutes, les Chlamacées, Scytopétalacées et Gonystylacées. Takhtajan, en 1959, a une opinion fort voisine, puisqu'il garde ces familles dans l'ordre des Malvales,

Source : MNHN, Paris

à l'exception des Conystylacées qu'il range chez les Thyméléales, des Chlamecées dont il ne parle pas ailleurs.

Mais HUTCHINSON rassemble les Tiliacées, les Bombaccacées et les Sterculiacées dans l'ordre des Tiliales alors qu'il limite les Malvales aux seules Malvacées, qui lui paraissent être plus évoluées que les familles précédentes.

K. SCHUMANN (loc. cit.) estime nécessaire de subdiviser cette famille en huit sous-familles :

1. Eriolaenées;
2. Frémontiées;
3. Dombéyées;
4. Hermanniées;
5. Büttnériées : comprenant deux tribus :
   a. Büttnérinées;
   b. Théobrominées;
6. Lasiopétalées;
7. Hélictérées;
8. Sterculiées.

MELCHIOR (1964), dans le douzième édition du « *Syllabus der Pflanzenfamilien* » adjoint à ces huit sous-familles deux autres : l'une, les Helmiopsidées, rassemble trois genres malgaches et s'intercale entre les Hermanniées et les Byttnériées (nom plus ancien que celui de Büttnériées); la seconde, les Mansoniées, groupe quatre genres parmi lesquels il convient de citer *Mansonia* et *Triplochiton*, tous caractérisés par la présence d'un androgynophore développé comme chez les Hélictérées. Il retire également de cette sous-famille le genre *Pterospernum*, dont l'androgynophore est réduit et le place parmi les Dombeyées. C'est cette classification que nous utiliserons dans les diverses parties de ce travail.

RAO (1949-1953), après des recherches sur l'embryologie et la palynologie de cette famille, propose de classer les sous-familles dans un ordre différent : Sterculiées, Bombeyées, Byttneriées, Helicterées, Hermaniées.

GAZET DU CHATELIER, après une minutieuse étude de l'appareil floral, ne reconnaît que deux sous-familles chez les Sterculiacées : la première, les Theobromoïdées, est caractérisée par des fleurs ayant de vrais pétales ou n'en ayant pas et peut être divisée en quatre tribus, d'après la présence ou l'absence d'un androgynophore, d'après le fruit ou d'après la présence ou l'absence de staminodes : ce sont les Sterculiées, les Frémontiées, les Byttnériées et les Lasiopétalées. La seconde, les Eriolaenoidées, sont remarquables par leurs fleurs pseudopétalées (la corolle est en fait d'origine staminale) et groupe encore quatre tribus distinctes par la présence ou l'absence d'un androgynophore, par la présence ou l'absence de staminodes et par le nombre des étamines : Eriolaenées, Hélictérées (y compris les Mansoniées) Dombeyées (où le genre *Pterospermum* reste inclus), Hermaniées. C'est le système que propose EMBERGER dans son « Traité de botanique systématique » parce que, cette division dit-il « concorde non seulement avec des différences de structure florale, mais encore avec des structures foliaires et une origine de la gomme différente ». Cet auteur estime, par ailleurs, que les familles des Sterculiacées, des Tiliacées, des Malvacées et des Bombacacées sont si étroitement unies, qu'elles pourraient être fusionnées en une seule. Signalons enfin que EDLIN (1935-1936) propose de limiter aux seules Sterculiées la famille des Sterculiacées *sensu stricto* et de grouper toutes les autres sous-familles dans la famille des Byttnériacées, mais cette conception ne semble pas avoir retenu l'attention des systématiciens.

*
* *

Source : MNHN, Paris

Les travaux caryologiques se rapportant aux Sterculiacées ont trait surtout à des dénombrements chromosomiques. Nous les présenterons dans un tableau et nous les utiliserons avec les nôtres pour essayer de définir la famille d'après des critères caryo-taxinomiques.

Cependant à côté de ces dénombrements chromosomiques il existe quelques études portant sur la structure nucléaire et la mitose.

Gazet du Chatelier, en 1936, décrit la cinèse somatique de diverses Sterculiacées et du *Sterculia platanifolia* en particulier. Il conclut que ces plantes ont une structure absolument homogène du « corps achromatique » ou enchylème et possèdent des corpuscules chromophiles (euchromocentres) situés à la périphérie de celui-ci. Mlle Delay (1946-1948) reprend, après une étude du *Theobroma cacao*, ce point de vue, pourtant critiqué dès 1939 par Mlle Doutreligne, puis en 1946 par Favarger dans son étude des Malvales. Elle range de tels noyaux dans ce qu'elle appelle des noyaux aréticulés à euchromocentres, c'est-à-dire caractérisés par « l'absence de réseau d'origine chromonématique, la chromatine n'y étant représentée, durant l'interphase, que par des chromocentres granuleux ». Toutes ont également des chromosomes courts selon la définition qu'elle en donne, puisqu'ils mesurent entre 2 et 3,5 μ.

Bodard (1962) étudie, dans sa thèse, « la systématique du genre *Cola* en Afrique occidentale », et pour comparaison quelques espèces de Sterculiacées voisines. Il observe pour l'ensemble une structure semi-réticulée à chromocentres; chez certaines espèces, il peut exister des chromocentres « multiples ». Il constate une certaine similitude nucléaire entre ces plantes et « certaines Tiliacées et *Spermannia africana* ».

RECHERCHES PERSONNELLES

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Le matériel ayant servi à notre étude a été récolté dans les serres du Muséum. Il s'agit de méristèmes radiculaires, qui ont été fixés dans le liquide de Navashin-Karpechenko ou le mélange de Helly. Voici la liste des espèces examinées.

Espèces	Origine géographique
Dombéyées :	
Dombeya natalensis Sond.	Afrique australe.
Dombeya dregeana Sond.	Afrique australe.
Pterospernum acerifolium Willd.	Asie : Inde-Java.
Pterospermum suberifolium Lam.	Asie : Inde.
Hermanniées :	
Hermannia candicans Ait.	Afrique australe.
Melochia hirsuta Turcz.	Pérou.
Byttnériées :	
Tribu des Byttnérinées :	
Rulingia parviflora Endl.	Australie.
Sterculiées :	
Sterculia discolor F. Mucll.	Australie.
Sterculia lurida F. Muell.	Australie.
Cola acuminata Schott. et Endl.	Afrique.
Cola heterophylla Schott et Endl. (= *C. reticulata* A. Chev. d'après Bodard).	Afrique.

Source : MNHN, Paris

Espèces	Origine géographique
Cola nitida (Vent.) A. Chev.	Afrique.
Cola verticillata (Thonn) Stapf.	Afrique.
Brachychiton discolor F. Muell.	Australie.
Brachychiton acerifolium F. Muell.	Australie.
Heritiera littoralis (Dryand.) in Ait.	Australie.

Nous avons suivi les méthodes habituelles de déshydratation puis d'inclusion dans la paraffine. Nous avons dû cependant, pour l'étude de certaines racines très ligneuses, procéder á un passage du xylol dans le bain de paraffine par l'intermédiaire d'un mélange xylol-paraffine. Nous laissions alors le matériel pendant vingt-quatre heures dans ce mélange, puis pendant quarante-huit heures environ dans le bain de paraffine à l'étuve. Cela nous a permis d'obtenir la meilleure imprégnation possible sans laquelle nous ne pouvions exécuter de bonne coupes. Ces derniéres ont été faites à 6,6 μ.

Pour les colorations nous avons employé la méthode de FEULGEN qui a permis de décrire les noyaux et les processus mitotiques. Conjointement nous avons adopté, pour l'observation des nucléoles, un passage pendant 20 secondes dans le vert lumiére.

DESCRIPTION DES PHÈNOMÈNES CARYOLOGIQUES

Le seul type nucléaire rencontré chez les Sterculiacées est caractérisé par la présence de fins tractus, plus ou moins visibles, dans la caryolymphe, formant un pseudo-réticulum caractéristique de la structure semi-réticulée.

Pour la clarté de l'exposé de nos observations caryologiques nous suivrons l'ordre des stades proposés par l'un de nous (1953). Ces stades sont ainsi répartis :

1° STADES CHROMOSOMIQUES.

Ce sont la *métaphase* et *l'anaphase*. A ces moments, la membrane nucléaire et les nucléoles sont invisibles, les chromosomes sont observables, ainsi que le fuseau achromatique.

2° STADES NUCLÉAIRES.

Ce sont les stades *télophasique*, *interphasique* et *prophasique*, étroitement liés les uns aux autres et ne pouvant se comprendre qu'á travers les transformations subies par les chromosomes pour devenir les éléments chromatiques figurés du noyau, qui s'agencent à leur tour pour reconstituer de nouveaux chromosomes; cette évolution s'effectue á l'intérieur d'une caryolymphe, l'enchyléme, limitée par une membrane nucléaire toujours visible en présence d'un ou plusieurs nucléoles réapparus en même temps qu'elle.

Étant donné l'homogénéité de la structure nucléaire de la famille nous ferons une étude comparée de chaque stade dans les espèces que nous avons étudiées, en respectant toutefois la classification de MELCHIOR.

Cependant nous ne décrivons que le noyau quiescent chez le *Melochia hirsuta* et chez le *Rulingia parviflora*, la seule espèce qu'il nous a été possible d'étudier dans la tribu des Byttnériées; leurs méristèmes radiculaires, au repos, ne présentaient aucune des phases du cycle mitotique.

1. Les stades chromosomiques.

A. LA MÉTAPHASE.

Les plaques métaphasiques ne se présentent pas toujours de la même maniére selon le tissu dans lequel on les observe. Lorsqu'il s'agit des cellules de l'écorce, souvent aplaties suivant un axe dirigé vers le centre de la racine, elles paraissent elliptiques,

Source : MNHN, Paris

allongées suivant cet axe. Inversement dans les cellules plus régulières et plus petites du cylindre central les chromosomes métaphasiques sont moins étalés et occupent une surface sensiblement circulaire.

Nous avons constaté que le diamètre des images métaphasiques était légèrement variable au sein d'une même espèce et pour l'ensemble de la famille. Ainsi chez les Dombeyées ce diamètre oscillait entre 9 et 10 μ. Chez les Hermanniées il était de 7 à 8 μ. Pour les Hélicterées, suivant l'axe considéré, il mesurait 8 ou 10 μ. Les métaphases des *Sterculia* avaient un diamètre égal à 8 μ; chez les *Cola* il atteignait 10 μ, tandis que chez les *Brachychiton* il était compris entre 6 et 12 μ et que chez les *Heritiera* il dépassait habituellement 7 μ.

I. LES DOMBEYÉES

1° *Le genre Dombeya* : nous avons étudié deux espèces.

Les plaques équatoriales du *D. dregeana*, observées dans les cellules du cylindre central et parfois dans le parenchyme cortical, ont permis de compter 54 chromosomes répartis régulièrement sur un même plan. Ces chromosomes sont assez serrés les uns contre les autres et ont des formes assez peu variées. Cependant dans les plaques métaphasiques les plus lisibles nous distinguons trois paires de chromosomes en « V » sensiblement isobrachiaux, une paire en « U » et de nombreuses autres arquées; quelques chromosomes sont en bâtonnet et mesurent 1,2 μ, ce sont les plus courts. Les plus longs, en forme de « V », mesurent environ 1,5 μ. L'épaisseur moyenne de tous ces chromosomes est de 0,3 μ (Pl. II, fig. 4).

Chez le *Dombeya natalensis*, nous avons également compté 54 chromosomes dont la longueur est de 0,8 μ pour les plus petits et de 1,6 μ pour les plus longs. L'épaisseur est d'environ 0,3 μ. Ces chromosomes ont une forme moins variée que les précédents. Ils sont en bâtonnet, généralement arqués. Quelques-uns se présentent en « V » très largement évasés (Pl. II, fig. 5).

2. *Le genre Pterospermum* : les *P. suberifolium* et *P. acerifolium* ont seuls pu être étudiés.

Il nous faut signaler ici que les cellules de la zone corticale de ces espèces sont envahies sur plusieurs assises par des sécrétions gommeuses. Les plus belles figures métaphasiques observables se trouvaient précisément noyées dans ces gommes.

Nous avons cependant pu compter 38 chromosomes. Les plaques équatoriales qu'ils forment, le plus souvent elliptiques, présentent leur grand axe dirigé vers l'intérieur de la racine.

Une douzaine de ces chromosomes se présentent en « V » généralement assez ouverts avec des bras égaux ou inégaux. Les autres sont des bâtonnets, plus ou moins arqués et plus ou moins longs.

Leur longueur oscille entre 1 μ et 2,5 μ et leur épaisseur est de 0,3 μ. Cependant la plupart d'entre eux sont plus épais à leur extrémité que dans la région du centromère, ce qui nous amène à supposer que cet élargissement est dû à un début de clivage (Pl. III, fig. 1 et 2).

II. LES HERMANNIÉES

Le genre Hermannia : seul le *Hermannia candicans* a été observé.

Les plaques métaphasiques les plus belles de cette espèce se trouvaient situées dans les grandes cellules de la zone corticale du méristème radiculaire. Nous y avons compté 12 chromosomes de taille relativement importante, variant de 2,8 à 3,2 μ et parfois même un peu plus. Leur épaisseur est égale à 0,4 μ. Ces chromosomes apparaissent déjà très nettement clivés à leur extrémité surtout. Étant donné leur nombre peu élevé et leurs dimensions il nous a été possible de les apparier.

Source : MNHN, Paris

En effet il existe 5 paires de chromosomes de longueur équivalente et égale à 3,2 μ en moyenne.

Les chromosomes de la première paire « *a,a* » ont une forme de « V » évasé, jamais parfaitement isobrachiaux. Ceux de la paire « *b, b* » sont toujours hétérobrachiaux, avec un aspect de crochet. La paire « *c,c* » est composée de deux chromosomes en « U », mais, suivant les plaques observées, tantôt très fermé, tantôt beaucoup plus ouvert. Les chromosomes « *d,d* » sont des bâtonnets souples, incurvés. La paire « *e,e* » est constituée par des chromosomes en « V » très ouvert. Enfin les chromosomes de la sixième paire, « *f,f* » ne mesurent que 2,8 μ; ce sont des bâtonnets généralement droits (Pl. II, fig. 6*a* et 6*b*).

III. LES STERCULIÉES

1. *Le genre Sterculia* : nous avons pu examiner deux espèces, *S. lurida* (Pl. III, fig. 3) et *S. discolor* (Pl. III, fig. 4).

Il ne paraît pas exister de différences sensibles entre les métaphases de ces deux espèces.

Dans les deux cas nous avons compté 40 chromosomes, très fortement Feulgen-positifs. Ils se disposent presque toujours parfaitement dans un même plan pour former de très belles plaques équatoriales. Le diamètre de celles-ci varie suivant les tissus dans lesquels on les observe. Il est en moyenne de 8 μ. Les plaques les mieux lisibles se trouvent toujours situées dans la zone corticale. La taille des chromosomes varie beaucoup plus que leur forme. Les plus courts peuvent mesurer 0,8 μ, tandis que les plus longs atteignent 1,5 μ. Leur épaisseur est de l'ordre de 0,3 μ. Sur certaines plaques ces chromosomes ont l'aspect de bâtonnets renflés à une extrémité, ce qui indique l'amorce d'un clivage; parfois même ils sont clivés sur une bonne partie de leur longueur.

Chez le *S. discolor* la place des centromères est souvent visible à la pointe du « V » des chromosomes plus ou moins isobrachiaux. Pour les deux espèces on observe de nombreux chromosomes en bâtonnet; à côté de ces derniers on distingue plusieurs paires de chromosomes en « V ». En général chez le *S. lurida* ces chromosomes en « V » sont isobrachiaux. On voit également quelques paires de chromosomes hétérobrachiaux, recourbés en crochet à l'une de leurs extrémités.

Il est remarquable de constater que chez ces deux *Sterculia* il est possible de grouper la plupart des chromosomes par paires bien distinctes, quelle que soit leur forme. Pourtant, en raison de la variabilité de ces formes et du nombre élevé des chromosomes, il paraît hasardeux d'établir pour elle un caryogramme.

2. *Le genre Cola* : nous avons observé les métaphases des quatre espèces suivantes : *C. verticillata* (Pl. III, fig. 5), *C. heterophylla* (Pl. III, fig. 6), *C. acuminata* (Pl. IV, fig. 1) et *C. nitida* (Pl. IV, fig. 2).

Pour chacune d'elles nous avons dénombré 40 chromosomes.

Chez le *C. verticillata*, la rareté des métaphases situées dans un seul plan et le clivage presque général des chromosomes suggèrent que cette phase doit être courte. Pourtant dans les cellules corticales il est possible de bien distinguer tous les chromosomes, sensiblement épais de 0,5 μ. Seize d'entre eux, mesurant ou dépassant légèrement 2 μ sont isobrachiaux et dessinent des « V », deux autres, de même longueur (2 μ), hétérobrachiaux, ont un aspect de crochet. Deux se remarquent encore par leur forme en « U » et parce qu'ils sont les plus grands atteignant 2,7 μ. Les dix-huit autres sont droits ou arqués et de tailles différentes.

Les chromosomes du *C. heterophylla* sont dans l'ensemble plus minces (0,3 μ) et moins longs que ceux du *C. verticillata*, puisque les plus petits mesurent 1 μ et que les plus grands n'atteignent pas 2 μ. Une douzaine de chromosomes sont en « V »,

Source : MNHN, Paris

quatre autres ont un aspect de crochet, ou plutôt de virgule. On remarque aussi assez souvent la présence d'un chromosome en « V » qu'il n'a jamais été possible d'apparier.

La majorité des chromosomes, dans les *C. nitida* et *C. acuminata* sont en bâtonnets plus ou moins incurvés ou recourbés en crochet. Leur épaisseur atteint 0,4 μ et leur longueur moyenne est égale à 2 μ. Ils sont souvent presque tous clivés.

3. *Le genre Brachychiton :* chez les *Brachychiton acerifolium* et *B. discolor*, nous avons également dénombré 40 chromosomes. Dans les cellules corticales les plus superficielles du *B. acerifolium* les chromosomes ont une longueur variant entre 1,5 μ à 2 μ et une épaisseur moyenne de 0,3 μ. Ils sont allongés et flexueux, l'extrémité de certains d'entre eux est déjà clivée ou plus fréquemment épaissie. Leur forme paraît être assez variable, si bien qu'il est impossible de les apparier de façon certaine.

Les plaques équatoriales, lorsqu'elles sont dans des cellules ovales, sont très allongées. Elles ont alors un grand axe égal à 12 μ et un petit axe de 6 μ (Pl. IV, fig. 4).

Les métaphases du *B. discolor* montrent des chromosomes se chevauchant souvent. Ils ont la même épaisseur que ceux du *B. acerifolium*, mais ils sont un peu plus courts. En effet ils mesurent au maximum 1,8 μ.

Leur forme est assez variée. Il est possible de reconnaître une dizaine d'entre eux parce qu'ils sont en « V » plus ou moins isobrachiaux ou en accent circonflexe. Les autres sont représentés par des bâtonnets incurvés (Pl. IV, fig. 5).

4. *Le genre Heritiera :* la seule espèce étudiée, le *Heritiera littoralis* présente des cellules corticales encombrées de gommes ou de tannins, ce qui rend difficile la lecture de nombreuses plaques. Les plus lisibles de celles-ci s'observent dans les assises les plus profondes du parenchyme cortical. Leur diamètre, environ 7,5 μ, est équivalent à celui des noyaux interphasiques (Pl. IV, fig. 3). Les 40 chromosomes souvent serrés les uns contre les autres, dont la longueur oscille entre 1 μ et un peu plus de 2 μ, restent souvent groupés par paires. Leur épaisseur, à peu près constante, est d'environ 0,3 μ. On peut reconnaître seize chromosomes se présentant en « V » ouvert, à la pointe duquel le centromère est souvent visible; leurs bras ne sont jamais tout à fait égaux. Couramment longs de 1 à 2 μ, ces seize chromosomes se trouvent toujours situés à la périphérie de la plaque. Les vingt-quatre autres ont l'aspect de bâtonnets souvent recourbés.

B. L'anaphase.

Chez les diverses Sterculiacées étudiées ici, l'anaphase se déroule de façon presque identique. On remarque cependant que, suivant les espèces, les chromosomes-fils restent en masses plus ou moins compactes. C'est pourquoi il nous paraît suffisant de décrire ce stade chez le *Dombeya dregeana* et de noter seulement pour les autres plantes les différences intéressantes.

Les chromosomes métaphasiques du *D. dregeana* se scindent en deux masses équivalentes de chromosomes-fils qui gagnent les deux pôles en suivant le fuseau. Comme l'ascension polaire de chaque chromosome est sous la dépendance du centromère, c'est celui-ci qui amorce le mouvement : il semble traîner derrière lui les bras des chromosomes alors qu'au moment de la métaphase, en vue latérale, il paraissait en retard sur eux.

Les chromosomes anaphasiques forment un ensemble compact dans lequel il est impossible de les individualiser. En vue polaire ils ont une section arrondie. A la fin de cette phase, les chromosomes se disposent en arc de cercle, sur plusieurs plans, autour de pôle. Ils subissent alors une contraction et forment une masse où l'on ne peut observer aucune structure.

Le déroulement de l'anaphase chez les *D. natalensis* est identique au précédent.

Chez les *Pterospermum suberifolium* et *P. acerifolium*, les chromosomes forment

Source : MNHN, Paris

deux amas chromatiques d'où sortent vers le plan équatorial quelques-uns de leurs bras les plus longs.

L'anaphase observée chez le *Hermannia candicans* fournit des images plus lisibles; car les masses chromatiques sont relativement peu épaisses et peu larges. On distingue encore à ce stade les chromosomes-fils dont la pointe des « V », où se trouve le centromère, est orientée vers les pôles.

L'anaphase ne présente rien de particulier chez les *Sterculia discolor* et *S. lurida*, comme chez le *Heritiera littoralis*, tandis que chez les diverses espèces de *Cola*, chez le *C. verticillata* en particulier, deux ou trois chromosomes semblent être en avance sur les autres. Les chromosomes, quoique épais, ne sont pas tassés les uns contre les autres et il est encore possible de distinguer certains d'entre eux, dans les deux amas chromatiques qu'ils vont former aux pôles. Ici encore les bras des chromosomes les plus longs se détachent bien en arrière de la masse chromatique.

Au contraire, chez le *Brachychiton acerifolium*, il semble parfois que certains chromosomes prennent un peu de retard sur les autres et restent légèrement en arrière. Mais cela provient peut-être, comme dans le cas inverse du *C. verticillata*, de ce que les chromosomes ont été entraînés par le rasoir au moment où les coupes ont été effectuées et ce phénomène de retard ou d'avance pris par certains chromosomes ne semble pas devoir spécialement retenir notre attention.

Nous avons finalement aux pôles des chromosomes assez séparés les uns des autres, mais empâtés et sans forme propre. En coupe transversale à ce moment leur section paraît être arrondie.

Chez le *B. discolor* nous n'avons observé rien de comparable.

II. Les stades nucléaires.

A. La télophase.

Cette phase, souvent difficile à suivre en raison de la petite taille des images, paraît se dérouler de façon à peu près identique chez toutes les espèces étudiées.

Ainsi chez le *Dombeya dregeana*, par exemple, les chromosomes commencent à se despiraliser sauf en quelques points. On a bientôt dans une caryolymphe légèrement teintée en rose pâle, des chromocentres plus ou moins volumineux et en assez grand nombre. Ils se trouvent surtout situés en périphérie contre la membrane nucléaire qui s'est formée au moment où les chromosomes débutaient leur déspiralisation. Un ou plusieurs volumineux nucléoles apparaissent au même moment et partagent avec les chromosomes un espace nucléaire encore assez exigu. Le noyau augmente de volume peu à peu et tend à s'arrondir.

Par contre chez les *Pterospermum*, nous avons eu quelque peine à suivre l'évolution des chromosomes, ayant en effet, sur nos coupes, surtout des débuts de télophases. A ce moment les chromosomes se disposent de telle manière, semble-t-il, que la place présumée du centromère se trouve vers l'extérieur, à l'endroit où apparaît la membrane nucléaire. Les bras des chromosomes flottent vers l'intérieur dans un enchylème dense. Les chromosomes s'estompent du fait de leur despiralisation. Seuls quelques points privilégiés, situés surtout à la périphérie de l'ensemble, restent bien colorés. Un nucléole habituellement, parfois plusieurs, réapparaissent.

Les *Hermannia* présentent des images plus claires en raison du faible nombre des chromosomes, à chaque pôle, les douze chromosomes se déchromatinisent et s'allongent. Ils se trouvent encore groupés, symétriquement, par rapport à l'ancien plan équatorial. Autour des deux noyaux-fils la membrane réapparaît. Au même moment le nucléole se forme au centre en repoussant les chromosomes qui se répartissent sur le pourtour du noyau. Petit à petit ce dernier augmente de volume. En même temps les chromosomes pâlissent et deviennent plus grêles. Ils prennent l'apparence de filaments flexueux partant d'épaississements chromatiques. Cet aspect est dû à la déspi-

Source : MNHN, Paris

ralisation des chromonèmas. Ceux-ci restent d'abord accolés puis se séparent l'un de l'autre, tout en continuant à se dérouler dans l'enchylème. On s'explique alors pourquoi ce dernier paraît de plus en plus rosé. Les épaississements chromatiques subsistent et correspondent aux portions des chromosomes qui ne sont pas atteintes par la despiralisation.

Chez les *Sterculia*, les chromosomes s'écartent les uns des autres et leurs extrémités se déchromatinisent. Bientôt il ne reste plus qu'une vingtaine de chromocentres et quelques filaments épais dans l'enchylème. En général il apparaît un nucléole, mais parfois il y en a deux ou trois. Au même moment la membrane nucléaire redevient visible et les chromocentres prennent leur place à la périphérie du noyau-fils. Ce dernier est encore de petite dimension. Il est aplati suivant un axe parallèle à l'ancien plan équatorial. Son volume augmente alors rapidement.

Chez le *S. discolor* les chromocentres semblent moins volumineux que ceux du *S. lurida*.

Les télophases des divers *Cola*, des deux *Brachychiton*, comme du *Hermannia littoralis*, ressemblent à celles des *Sterculia*. Elles aboutissent à la formation de gros chromocentres situés à la périphérie des noyaux-fils, prolongés par des fins tractus chromatiques.

B. L'INTERPHASE.

Le noyau interphasique du *Dombeya dregeana* (Pl. I, fig. I*a*) mesure à ce stade, dans la région corticale, 9 μ de diamètre. Il présente en son centre un gros nucléole, parfois deux, ayant en moyenne 3,5 μ de diamètre. Dans ce nucléole, il existe parfois un ou deux cristaux visibles dans les méristèmes radiculaires fixés par le liquide de Nawashin; ils semblent plus apparents après fixation par le liquide de Helly. Cette observation pourrait être en faveur d'un artéfact de fixation. L'ensemble du caryoplasme est rose pâle après coloration par la méthode de Feulgen. Entourant la zone claire, une zone périphérique, limitée par la membrane nucléaire, contient de nombreux chromocentres dont les plus gros peuvent atteindre 0,2 μ. Il est difficile d'apprécier leur nombre étant donné qu'ils se trouvent situés dans plusieurs plans. A partir d'eux, on peut discerner, très fins et courts, quelques filaments chromatiques, représentant sans doute l'amorce d'un pseudo-réticulum.

Chez le *D. natalensis* les noyaux paraissent moins chromatiques, car les chromocentres sont moins gros et peut-être un peu moins nombreux.

N'ayant pas pu mettre en évidence de différence notable entre les deux espèces du genre *Pterospermum* à ce stade, nous prendrons pour type le *P. acerifolium*. Le noyau interphasique de la région méristématique est grossièrement sphérique, son diamètre mesure environ 8 μ. Il possède un nucléole légèrement excentrique de diamètre égal à 2,5 μ. Une vingtaine de chromocentres sont disposés autour de lui. Les plus volumineux sont naturellement situés contre la membrane nucléaire. Des filaments s'en détachent et s'estompent rapidement. Nous distinguons, épars dans l'enchylème, qui reste très clair, quelques fins tractus s'entrecroisant parfois.

Nous avons ici encore un noyau semi-réticulé (Pl. II, fig. 1*a*).

Le *Hermannia candicans* présente en interphase des noyaux à peu près sphériques. Leur diamètre mesure environ 8 μ. L'enchylème redevient très pâle. En effet, les chromosomes se sont en grande partie complètement déroulés pendant la télophase mais depuis le noyau a considérablement augmenté de volume. Les parties déspiralées des chromosomes n'apparaissent plus que sous la forme de quelques fins tractus noyés dans une masse importante de suc nucléaire, attachés semble-t-il aux chromosomes. Ils forment en tout cas un pseudo-réseau difficile à distinguer.

Les chromocentres, toujours plus nombreux que les chromosomes, se trouvent à la périphérie d'un volumineux nucléole central, mesurant 3 μ de diamètre, qu'entoure

Source : MNHN, Paris

la zone claire résultant de la fixation. La taille des chromocentres est difficile à apprécier, elle est de l'ordre de 0,1 á 0,2 μ. Les plus volumineux se trouvent répartis à la périphérie du noyau contre la membrane.

Ces observations nous permettent de dire que nous sommes en présence d'une structure semi-réticulée á chromocentres.

Ce noyau est moins chromatique que celui rencontré chez les *Dombeya*. Cela paraît normal, car nous avons ici quatre fois moins de chromosomes pour un volume nucléaire à peu prés équivalent. En tenant compte du fait que les chromosomes, dans ce dernier cas, sont plus épais et plus longs, nous pensons que la masse totale de chromatine est inférieure à celle existant chez les *Dombeya*.

Pour le genre *Sterculia*, le *S. lurida* nous servira de type (Pl. I, fig. 3*a*). Généralement d'un diamètre égal á 8 μ le noyau a une forme sphérique. Il contient environ une vingtaine de chromocentres dont la plupart sont situés á la périphérie. Ils sont assez volumineux, ils ont environ 0,3 á 0,4 μ. Il y en a un ou deux plus gros qui peuvent mesurer jusqu'à 0,6 μ. Ils sont placés contre le ou les nucléoles. En effet, quand les noyaux des cellules sont plus ou moins ovales ou trés aplatis latéralement, nous constatons en général la présence de plusieurs nucléoles. C'est le cas en télophase ou bien dans les cellules fusiformes du cylindre central, observées dans les coupes longitudinales. Or le nucléole est toujours parfaitement sphérique. Il semble alors qu'il ne trouve pas un espace suffisant pour se placer même à l'endroit le plus large du noyau. Il doit pour garder sa forme sphérique se fractionner en deux ou trois petits nucléoles qui se placent les uns à la suite des autres. Des trabécules rosés relient plus ou moins visiblement quelques chromocentres et forment un réseau trés imparfait dans un enchylème clair. C'est donc ici encore une structure semi-réticulée.

Chez le *S. discolor* les chromocentres sont arrondis et ne s'aplatissent pas contre la membrane nucléaire. La majorité des noyaux possédent un seul nucléole contenant parfois une petite vacuole dont il serait intéressant de déterminer l'origine. Le noyau mesure environ 6 ou 7 μ de diamétre.

L'étude du *Cola verticillata* (Pl. II, fig. 3) pris comme type, sera plus détaillée. C'est essentiellement á ce stade qu'il existe quelques différences avec l'aspect présenté par le noyau des *Sterculia*. Ici, il a un diamètre égal á 8 μ. Celui du nucléole est égal á 3 μ. Parfois il y a deux ou trois nucléoles plus petits. Leur structure est en général homogéne; mais souvent ils contiennent un ou plusieurs corps réfringents plus ou moins importants. Chaque nucléole est entouré d'une petite zone de caryoplasme clair, ne contenant pas de chromocentres. Nous comptons un peu plus d'une vingtaine de ces chromocentres, plus gros dans l'ensemble que ceux des *Sterculia*. Ils se trouvent surtout vers la périphérie du noyau. Les plus petits mesurent 0,3 μ. On en distingue un ou deux empâtés, mesurant environ 1 μ et autour desquels se condensent quelques mailles du pseudo-réseau. Ce dernier est plus apparent que ne l'était celui du *Sterculia lurida*. Il semblerait que nous ayons ici un ou deux chromocentres collectifs contribuant à regrouper les filaments du réseau chez cette forme *semi-réticulée*. Cette structure se retrouve chez le *C. nitida*.

Les noyaux interphasiques du *Cola acuminata* présentent de volumineux chromocentres á contour net. La pseudo-réticulum est très peu apparent.

Le *C. heterophylla* présente en interphase une structure généralement similaire de celle de l'espéce précédente. Cependant les chromocentres ont des contours beaucoup plus nets et sont un peu plus petits. L'enchyléme est moins rosé, les parties visibles du réseau sont plus fines et grisâtres.

Il convient de noter chez cette espèce l'existence, á côté des noyaux que nous venons de décrire, d'autres noyaux dont l'aspect paraît être un peu différent : le réticulum est plus régulier et les chromocentres sont plus arrondis et moins chromatiques. Ces noyaux sont en majorité situés dans la zone corticale externe. Leur évolution nu-

Source : MNHN, Paris

cléaire semble aboutir á la formation de métaphases empâtées et rarement lisibles. Nous en avons cependant observé une particuliérement belle (Photo : 6*b*) : Les chromosomes sont beaucoup plus grêles et trés courts. Cependant ils sont au nombre de 40 et leur forme très nette est assimilable á celle des chromosomes que nous avons décrits plus haut. Nous n'avons, malheureusement, pu expliquer ce phénomène de façon satisfaisante.

Chez les *Brachychiton* les noyaux interphasiques sont généralement sphériques. Leur diamètre est égal á 8 μ. Une vingtaine de chromocentres se répartissent tout autour de la zone claire et plus particuliérement contre la membrane. Ils mesurent en moyenne 0,2 μ de diamétre. Un ou deux sont légèrement plus épais, sans être empâtés, ils mesurent entre 0,4 et 0,5 μ. Quelques tractus chromatiques s'observent baignant dans la caryolymphe mais ils sont plus visibles à mesure que l'on évolue vers le prophase (Pl. II, fig. 2). Il y a presque toujours un seul nucléole mesurant 3μ de diamètre, parfois il y en a deux. Ils ont une structure hétérogéne; en effet chacun d'eux semble posséder un ou plusieurs petits cristaux très réfringents.

Chez le *Heritiera littoralis* (Pl. 1, fig. 5) : le diamètre nucléaire est généralement égal á 7 μ si bien que le noyau, par comparaison avec celui des Sterculiées précédemment décrites, paraît moins chromatique. Les chromocentres sont plus petits. Les plus gros atteignent au maximum 0,2 ou 0,3 μ. Il est impossible de les dénombrer. Quelques-uns sont plus visibles parce que plus épais. Le même type de réseau imparfait s'observe toujours dans le caryoplasme relativement assez coloré. Le nucléole central a un diamètre de 2,3 μ , en général il est homogéne.

C. La Prophase.

Chez toutes les espèces observées on retrouve les étapes prophasiques analysées chez le *Dombeya dregeana*, qui peut servir de type. Les légéres différences observées chez chacune d'elles sont liées à celles que présente leur structure nucléaire respective.

Pour toutes, la prophase est accompagnée d'une augmentation du volume nucléaire : c'est ainsi que, chez le D. *dregeana*, le noyau peut atteindre 12 μ. Son début peut être reconnu dès que les chromocentres commencent à grossir, leur diamétre devient en moyenne de 0,5 μ. Leur nombre paraît être celui des chromosomes métaphasiques. Simultanément l'enchyléme semble parcouru par un réseau de fibrilles diffuses. Celles-ci se condensent peu á peu en des sortes de travées dont le point de départ serait les chromocentres. Le caryoplasme s'éclaircit progressivement pendant que les travées se dirigent vers le nucléole avec quelques mouvements sinueux.

Tout se passe comme si des remaniements chimiques du noyau entraînaient la formation de courants dans la caryolymphe oú flottent ces longs rubans chromatiques.

On observe alors une contraction générale de ces rubans chromatiques : ils raccourcissent tout en devenant plus intensement Feulgen-positifs, ils deviennent même plus courts que les chromosomes métaphasiques. C'est alors que la membrane nucléaire et le nucléole disparaissent; les chromosomes maintenant formés vont se disposer sur le plan équatorial en prenant leur taille définitive.

La prophase du *Pterospermum suberifolium* commence elle aussi par l'accroissement du volume nucléaire; le diamétre du noyau peut mesurer 9,5 μ. Puis on retrouve les stades caractérisés par les longs rubans flexueux traversant le noyau de part en part, subissant ensuite une forte contraction pendant que la membrane nucléaire disparaît (Pl. II, fig. 1*b* et 1*c*).

Chez le *Hermannia candicans*, les chromocentres dispersés à la périphérie du noyau interphasique semble se regrouper pour constituer en début de prophase, sur tout le pourtour du noyau, de grosses masses chromatiques. A partir de ces derniéres vont se reformer les longs rubans flexueux caractéristiques de ce stade, qui finiront par traverser le noyau de part en part. Nous en comptons une douzaine baignant dans

Source : MNHN, Paris

un caryoplasme incolore. Le nucléole laisse parfois voir en son centre une vacuole (Pl. I, fig. 2*b*). Il se produit ensuite une contraction de l'ensemble chromatique qui a pour résultat une masse indéchiffrable de chromosomes intimement mêlés. Puis il y a un relâchement, qui semble brutal, car on ne trouve pas de stade intermédiaire. Les chromosomes prennent leur aspect définitif tout en se plaçant sur le plan équatorial.

La prophase du *Sterculia lurida* (Pl. I, fig. 3*b*, 3*c*) débute par une sorte de regroupement des filaments chromatiques autour des chromocentres les plus volumineux. Dans le caryoplasme qui s'éclaircit, on voit alors de grosses masses, irrégulières et compactes, de chromatine, prolongées par un réseau irrégulier mais plus ténu qu'en interphase. Peu à peu le gonflement prophasique s'observe. Les chromocentres et les filaments du pseudo-réticulum, se spiralisent de plus en plus, se raccourcissent tout en s'épaississant et en se colorant davantage; ils sont devenus des chromosomes.

Le gonflement prophasique chez le *Cola verticillata* fait passer en moyenne le diamètre du noyau de 8 à 10 μ. Les chromocentres se rassemblent en paquets et s'organisent en rubans flexueux envahissant le caryoplasme qui devient presque incolore. Le nombre de ces bandes est difficile à déterminer parce qu'elles se chevauchent et ne se trouvent évidemment pas dans le même plan. Nous en dénombrons une vingtaine dans le plan du nucléole et une vingtaine d'autres en faisant varier la mise au point. Tout se passe comme si chaque chromocentre donnait un chromosome par chromatinisation de ses extrémités. A la fin de la prophase il ne paraît pas y avoir de contraction, comme c'est en général la règle, et les plaques prémétaphasiques présentent des chromosomes longs, enchevêtrés les uns dans les autres. Il en est de même chez les autres *Cola*.

Pour le *Brachychiton acerifolium* et le *B. discolor* au moment de la prophase les chromocentres augmentent de volume, en demeurant toujours situés à la périphérie du noyau dont le diamètre devient égal à 10 μ. Le nucléole augmente également de volume et son diamètre atteint 3,5 μ. A partir des chromocentres les tractus se regroupent en filaments plus ou moins longs et plus ou moins épais qui se croisent dans l'enchylème devenu incolore. Le nucléole se résorbe ainsi que la membrane nucléaire. On a alors des chromosomes grêles dont les deux extrémités sont plus intensément colorées alors que la partie médiane reste pâle. Ils sont encore disposés dans plusieurs plans et s'enchevêtrent les uns dans les autres. Peu à peu ils se chromatinisent uniformément et se placent dans le plan équatorial.

D. Le noyau quiescent.

Il nous a semblé intéressant, lorsque cela a été possible, d'étudier la structure du noyau quiescent.

Dans les tissus méristématiques en voie de différenciation le noyau télophasique évolue normalement vers le stade interphasique qui est une préparation pour les stades mitotiques suivants. Cependant dans les cellules du tissu situé immédiatement sous la coiffe ou dans les cellules très différenciées de l'écorce le processus télophasique semble aboutir, au moins momentanément, vers un état de repos. On donne le nom de « quiescent » au noyau se trouvant dans cet état.

L'état nucléaire quiescent du *Dombeya dregeana* présente peu de différences avec l'état interphasique : les chromocentres, plus groupés, paraissent être aussi nombreux. Chez le *D. natalensis*, il ne présente pour toute différence avec le stade interphasique qu'une coloration moins intense de l'enchylème.

Le noyau quiescent du *Hermannia candicans* se distingue du noyau interphasique parce qu'il est moins chromatique, que les chromocentres sont situés davantage contre la membrane nucléaire. Leur nombre paraît être sensiblement égal à celui des chromosomes. Dans la plupart des noyaux on en compte 12 dont 2 plus gros situés à proximité du nucléole.

Source : MNHN, Paris

Chez le *Melochia hirsuta*, les noyaux quiescents semblent être plus chromatiques que ceux du *H. candicans*, mais il est vrai qu'ils ont un volume moindre; sur un fond assez coloré de nombreux chromocentres ayant à peu près la même grandeur sont répartis de façon régulière.

Chez le *Rulingia parviflora* appartenant à la sous-famille des Byttnériées, tribu des Byttnérinées, seul le noyau quiescent a été observé (Pl. I, fig. 4). Ayant un diamètre environ égal à 7 ou 8 μ, ce noyau possède un nucléole dont le diamètre atteint 2,4 μ. Celui-ci contient très souvent un ou deux corps réfringents et parfois une vacuole qui peut bourgeonner.La zone claire bordant le nucléole est assez importante. Entre la zone claire et la membrane nucléaire, dans le caryoplasme, qui est pâle, de grosses masses chromatiques irrégulières baignent. Il semblerait, en effet, que plusieurs chromocentres se soient unis pour participer à la formation de ces agglomérats chromatiques qui seraient assimilés, alors, à des « chromocentres collectifs ». Des filaments se concentrent autour de ces masses formant un réseau assez serré. Ces structures sont sans doute ce que DANGEARD appelle des « réseaux chromocentriques ». C. DELAY qualifie ces formations de « chromocentres réticulés composés ». Comme la place qu'elles occupent dans le noyau est relativement réduite, elle conclut à la structure semi-réticulée de ces derniers.

La structure du noyau quiescent du *Pterospermum suberifolium* est voisine de celle du stade interphasique déjà décrit mais l'enchylème est plus dense et les chromocentres sont plus arrondis.

Pour le *Sterculia lurida*, dans les tissus situés sous la coiffe et dans les tissus très différenciés, se trouvant au-dessus de la zone méristématique, nous observons deux sortes de noyaux. Ceux appartenant aux cellules les plus internes du parenchyme cortical ont une forme irrégulière. Ils sont tassés contre une des cloisons cellulaires et par conséquent ils sont vivement colorés par la méthode de FEULGEN. On compte contre la membrane nucléaire environ 15 chromocentres de petite taille et on ne distingue pas leur nucléole. Par contre les noyaux les plus externes de cette zone sont arrondis et de plus petite taille que les noyaux interphasiques. L'enchylème est plus clair. Les chromocentres, beaucoup moins volumineux s'aplatissent sur la membrane nucléaire. Un nucléole homogène est cerné par une légère plage plus claire. Le pseudo-réticulum est plus visible que dans le noyau interphasique, sans doute est-ce dû au fait que les chromocentres sont moins volumineux et moins empâtés. Il semble permis de penser ici que l'évolution vers l'état quiescent va de pair avec une déspiralisation très poussée des chromosomes. L'interphase serait alors un état intermédiaire, comme si l'évolution normale était stoppée par la reprise de l'activité mitotique.

Le noyau quiescent du *Cola verticillata* est fort peu différent du noyau interphasique. Toutefois les chromocentres, moins volumineux, s'aplatissent contre la membrane nucléaire. Le réseau, plus fin, est plus régulièrement réparti. La zone claire dont nous venons de parler manque souvent ou bien elle est très réduite. Au centre de l'espace nucléaire on trouve encore un ou deux chromocentres collectifs autour desquels le réseau est naturellement plus dense.

Chez le *Brachychiton acerifolium* le noyau quiescent semble être plus volumineux que le noyau interphasique. La membrane nucléaire est très visible. Les chromocentres les plus petits, disparaissent, les plus volumineux s'éclaircissent et diminuent de volume. Les tractus plus nombreux sont à l'origine d'un pseudo-réseau plus uniforme dans un caryoplasme rosé. Il n'y a pour ainsi dire pas de zone claire.

Le *B. discolor* possède un noyau quiescent, de diamètre égal en moyenne à 8 μ, identique à celui de *B. acerifolium*.

Le noyau quiescent du *Heritiera littoralis* présente des chromocentres encore moins apparents qu'ils ne l'étaient en interphase et un pseudo-réticulum plus homogène autour d'un nucléole central.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION DES RÉSULTATS

1. La structure nucléaire.

Elle nous est apparue dans l'ensemble homogène. Les seize espèces de Sterculiacées, que nous avons observées, possédaient des noyaux dont la structure nous a semblé assimilable á celle des *noyaux semi-réticulés á chromocentres*. Le déroulement de la mitose est conforme á celui caractérisant les noyaux de ce type.

a. Le Réticulum.

Dans l'enchyléme des noyaux interphasiques de toutes les espéces nous avons toujours pu distinguer des filaments chromatiques plus ou moins ténus et plus ou moins longs, prolongeant la plupart du temps des chromocentres. Dans tous les cas la densité du réseau était faible et parfois plus ou moins importante selon les régions du caryoplasme considérécs. Or la chromaticité du noyau dépend de la densité du réseau qui est lui-même, comme nous l'avons déjá vu, le résultat de la déspiralisation des chromosomes pendant la télophase. Chez les Sterculiacées nous admettrons ou bien que cette déspiralisation n'a jamais le temps de s'achever tout á fait ou bien que, même si elle est complète, les chromonémas n'en sont pas moins présents et qu'il est possible de les distinguer sur quelques portions de leur parcours, et notamment á leur départ, dans la région des chromocentres.

D'autre part, aprés coloration par la méthode de Feulgen nous avons toujours constaté dans nos coupes que l'enchyléme des noyaux télophasiques, interphasiques et prophasiques était plus ou moins légèrement coloré en rose. Il y a une décoloration progressive á mesure que l'on passe du stade interphasique au stade prophasique. L'enchylème normalement devrait être incolore puisque le colorant que nous avions utilisé est spécifique de la chromatine. Sans doute ce phénoméne est-il lié á « la présence de chromatine mélangée à l'enchyléme » comme l'écrit Eichhorn (1949) à propos du noyau chez un Lupin. On peut aussi admettre avec Moussel (1965) que «l'on se trouve en présence d'une structure semi-réticulée dans laquelle les mailles du réticulum sont suffisamment petites pour qu'un microscope optique ordinaire ne permette pas de les mettre en évidence ». On aurait lá, selon lui, une transition entre le type semi-réticulé et le type aréticulé « vrai », et les noyaux ne diffèreraient les uns des autres que par les dimensions du réticulum. Cette hypothése, en fait s'appuie sur les observations faites avec le microscope électronique par Chardard (1962), qui constate que dans les noyaux « la chromatine se présente sous la forme de fibrilles, ayant 100 Å d'épaisseur aussi bien dans les travées du réseau que dans les chromocentres ».

Nous sommes alors amenés à nous demander s'il existe vraiment une structure aréticulée parfaite ».

b. Les Chromocentres.

Nous avons observé des chromocentres dont la grosseur était variable suivant les espèces; leur aspect était généralement granuleux. Parfois il nous a semblé que plusieurs d'entre eux se groupaient pour former des chromocentres tendant vers l'aspect des chromocentres collectifs. Leur nombre s'est trouvé être très variable. Dans certains cas, ils étaient beaucoup plus nombreux que les chromosomes et leur diamètre mesurait de 0,1 á 0,3 µ. Ce cas était particulièrement caractéristique pour le *Hermannia candicans* et les espéces appartenant à la sous-famille des Dombéyées.

Chez les Sterculiées et les *Pterospermum*, on en comptait moins que de chromosomes. Ils étaient alors plus volumineux, leur taille étant comprise entre 0,2 et 0,6 µ.

Quand les chromocentres étaient en beaucoup plus grand nombre que les chromosomes nous avons constaté que le réseau était extrêmement peu apparent. Il semblait

Source : MNHN, Paris

au contraire plus marqué dans le cas où les chromocentres étaient en moins grand nombre que celui des chromosomes.

Nous avons tenté d'expliquer ces phénoménes au moyen de l'hypothèse faite par l'un de nous en 1953 à propos de la structure nucléaire des Saxifragacées, la déspiralisation subie par les chromonémas au cours de la télophase serait poussée plus ou moins loin selon qu'il s'agít de noyaux réticulés ou de noyaux dans lesquels subsistent des chromocentres; dans le cas des noyaux chromocentriques il serait possible d'admettre qu'un nouveau cycle mitotique commence avant l'achèvement de la déspiralisation et que, lorsqu'il y a moins de chromocentres que de chromosomes, seuls les chromosomes les plus courts ont le temps de terminer le déroulement de leurs chromonémas, tandis que les plus longs subsisteraient à la fois sous la forme d'éléments du réseau et de chromocentres.

Or cette explication ne paraît pas suffisante chez les Sterculiacées. En effet, chez les Sterculiées et les *Pterospermum*, où, pour chaque espèce, les nombres des chromocentres est inférieur à celui des chromosomes et où ceux-ci sont à la fois relativement épais et presque aussi longs les uns que les autres, il est impossible de distinguer les chromosomes susceptibles de garder une portion non déspiralisée de ceux qui déroulent complètement leurs chromonémas.

Si l'on examine maintenant les espèces possédant au contraire plus de chromocentres nucléaires que de chromosomes métaphasiques, elles devraient n'avoir que des chromosomes relativement longs, à la condition toutefois que le volume des noyaux soit approximativement le même pour toutes. Ce qui est le cas pour les Sterculiacées étudiées, puisque chez elles le diamétre nucléaire est en général compris entre 8 et 9 μ. Or, si les deux espèces de *Dombeya* possèdent 54 chromosomes dont la longueur varie entre 1,2 et 1,6 μ, c'est-à-dire qu'ils sont courts, le *Hermannia candicans* n'a que 12 chromosomes mesurant sensiblement tous plus de 3 μ, et ils sont relativement longs; pourtant dans l'un et l'autre cas, presque tous les chromosomes doivent posséder plusieurs régions où les chromonémas ne subissent aucun déroulement, correspondant chacune à un chromocentre.

Sans doute convient-il de penser que les phénomènes ne sont pas toujours aussi simples que le prévoyait l'hypothèse, et que, pour les Sterculiacées comme d'ailleurs pour les Saxifragacées, d'autres causes interviennent pour limiter l'ampleur du relâchement des spires chromonématiques. Sans doute, ces phénomènes dépendent-ils de facteurs physico-chimiques, tels que la chromatine et sa qualité, et de facteurs génétiques agissant sur ces derniers pour en assurer la permanence.

Cela permet vraisemblablement d'expliquer que l'on puisse établir des relations constantes entre, d'une part, la longueur et le nombre des chromosomes et d'autre part, la structure des noyaux.

Enfin il existe chez le *Rulingia parviflora*. le *Sterculia lurida* et le *Cola verticillata* une tendance à la formation de chromocentres collectifs; sans doute correspondent-ils aux chromosomes qui, en télophase, demeurent longtemps groupés. Bodard (1962) en signale lui aussi chez certains *Cola*. Mais nous n'avons pas retrouvé d'images correspondant à ce qu'il appelle des noyaux semi-réticulé à chromocentres réticulés en calottes, caractéristiques du *C. humilis*.

2. Le problème du réticulum et son importance dans la détermination du type nucléaire.

Nous l'avons déjà vu, Gazet du Chatelier, en 1936, après une étude caryologique des Sterculiacées, les avait classées parmi les espèces ayant un noyau aréticulé à chromocentres, comme les appellera C. Delay en 1947 dans son examen des noyaux quiescents des Malvales.

Nos recherches ne confirment pas ces résultats puisque nous observons une struc-

Source : MNHN, Paris

ture semi-réticulée. Il est certain que les filaments observés dans les noyaux interphasiques sont très légers et souvent difficiles à voir du fait de leur finesse. Mais la réaction de FEULGEN les met cependant en évidence chez toutes les espéces, et cela quel que soit le fixateur utilisé. Il nous a paru logique, puisque la structure aréticulée doit exister en tant que telle, de ne pas placer les Sterculiacées dans cette catégorie de noyaux. Par contre nos conclusions rejoignent celles de BODARD qui décrit des noyaux semi-réticulés tant pour les divers *Cola* qu'il étudie que pour les *Sterculia tragacantha*, *S. rhinopetala* et le *Pterygota macrocarpa*. Il signale également que les noyaux du genre *Mansonia* sont trés proches de la structure réticulée. Il remarque aussi dans le noyau du *Melochia mollis* de minuscules chromocentres en très grand nombre. Or nous avons vu que le *Hermannia candicans* et le *Melochia hirsuta*, appartenant tous á la sous-famille des Hermanniées, ont ce type de structure. Nous nous devons cependant de signaler que le pseudo-réticulum observé par BODARD paraît être, sur ses dessins du moins, beaucoup plus régulièrement visible que celui que nous avons décrit ici.

Étant donné, d'une part, la difficulté que l'on éprouve quand l'on veut faire entrer tel ou tel noyau dans l'un ou l'autre groupe, étant donné, d'autre part, les variations que l'on rencontre pour une même espéce, selon qu'il s'agit d'un noyau méristématique ou d'un noyau de tissu différencié, nous nous posons la question de savoir si la présence ou l'absence d'un réticulum est utile pour caractériser une structure nucléaire?

Certes nos recherches ne portant que sur seize espéces, nous ont montré peu de variations importantes, quant à la structure nucléaire; nous ne nous permettrons pas d'en tirer des conclusions très générales pour la famille. Nous aurions cependant, dans ce cas particulier, tendance à considérer avec plus d'intérêt les chromocentres et leur nombre plus ou moins grand par rapport á celui des chromosomes somatiques.

Cette remarque demeure valable si on l'applique aux noyaux de nombreuses autres plantes. C'est pourquoi il nous paraît intéressant de voir si l'on ne pourrait pas avantageusement séparer d'un côté les noyaux euréticulés et réticulés á chromocentres et d'un autre côté les noyaux possédant un réticulum difficilement observable et toujours accompagnés de chromocentres. Ce qui nous conduit á proposer cette classification des divers types nucléaires :

I. NOYAUX EURÉTICULÉS :

A. Noyaux réticulés parfaits sans chromocentres;
B. Noyaux réticulés à chromocentres.

II. NOYAUX DISRÉTICULÉS (1) A CHROMOCENTRES :

A. Nombre des chromocentres supérieur au nombre des chromosomes;
B. Nombre des chromocentres inférieur au nombre des chromosomes;
C. Nombre des chromocentres égal au nombre des chromosomes.

La famille des Sterculiacées serait à placer dans la catégorie *Disréticulés* avec les séparations suivantes : Dans la section A, nous classerions les Dombéyées et les Hermanniées. Dans la section B, nous rangerions les Byttnériées, les Hélictérées et les Sterculiées.

3. Les caractéres chromosomiques à travers la famille et leurs rapports avec la structure nucléaire.

C. DELAY sépare, d'un côté, les noyaux chromatiques euréticulés et réticulés qui, selon elle, possèdent des chromosomes longs dont la taille dépasse 4 μ et, d'un autre côté, les noyaux moins chromatiques semi-réticulés et aréticulés à chromosomes courts

(1) Disréticulé : *dis*, préfixe issu du grec indiquant le défaut, par opposition au préfixe *eu* indiquant le bien.

Source : MNHN, Paris

dont la longueur est comprise entre 4 μ et 2,5 μ et même moins pour les noyaux aréticulés à euchromocentres.

Pour l'ensemble des espèces étudiées ici, la longueur des chromosomes oscille entre 0,8 et 3,2 μ. Si nous prenons le cas des Dombeyées, pour les deux espèces examinées la longueur des chromosomes varie entre 0,8 et 1,6 μ. Cela serait en faveur de l'opinion de C. DELAY qui admet l'existence de noyaux aréticulés à euchromocentres pour les représentants de cette sous-famille. Lorsqu'il s'agit des Sterculiées les résultats sont également concordant puisque la longueur des chromosomes métaphasiques est comprise entre 0,8 et 1,7 μ. Il en est de même pour les Hélictérées.

Mais le *Hermannia candicans*, la seule Hermanniée étudiée de ce point de vue, fait exception : la longueur de ses chromosomes est de 2,6 μ pour les plus courts et de 3,2 μ pour les plus longs. Il devrait donc, selon les données énoncées plus haut, être classé chez les plantes à noyaux semi-réticulés. Or il s'avère qu'il possède les noyaux les moins chromatiques et les moins réticulés de toutes les Sterculiacées. Il est vrai qu'il ne possède que 12 chromosomes pour un noyau dont le diamètre est sensiblement égal à celui des autres espèces.

Il en résulte que pour nous, si la chromaticité du noyau est fonction de la longueur des chromosomes, il ne faut pas oublier l'existence d'autres facteurs tels que le nombre de chromosomes et le volume du noyau. Cette constatation est valable pour les représentants de nombreuses autres familles et nous trouvons là une nouvelle justification à la classification des types nucléaires qui vient d'être proposée.

Une règle relative à la taille des chromosomes, élaborée par JANAKI-AMMAL et citée par DARLINGTON et WYLIE en 1955, a été également énoncée par C. DELAY, « On trouve le plus souvent des petits chromosomes, avec noyaux quiescents aréticulés à euchromocentres ou semi-réticulés chez les Dicotylédones arborescentes considérées habituellement comme primitives (SINNOT et BAILEY, 1914) tandis que c'est chez les plantes herbacées, plus évoluées, que l'on rencontre les noyaux les plus riches en chromatine, euréticulés ou réticulés ». Il y aurait donc une tendance à l'allongement des chromosomes au cours de l'évolution.

Si nous nous référons à nos résultats, nous constatons que le *Hermannia candicans* possède les chromosomes les plus longs. Or il se trouve justement que les Hermanniées sont des plantes herbacées ou des semi-arbustes, mais jamais des arbres. Viennent ensuite les *Pterospermum acerifolium* et *P. suberifolium*, qui sont des arbustes ou des arbres; leurs chromosomes sont plus courts que ceux des *Hermannia*, mais plus longs que chez les Sterculiées, mis à part le *Cola verticillata* et les *Dombeya* qui sont toujours des arbres. Faut-il en conclure que les *Pterospermum* ne doivent pas être rapprochés des *Dombeya*, comme on le fait actuellement, et les maintenir chez les Hélictérées? On pourrait alors imaginer que l'évolution des Sterculiacées aurait pu se faire dans le sens suivant :

Dombéyées ⟶ Sterculiées ⟶ Helictérées ⟶ Hermanniées

A vrai dire, il semble que la différence de dimension entre les chromosomes considérés sont trop peu accentuées pour que cette règle puisse être appliquée ici, d'autant plus que, malgré leurs chromosomes d'assez grandes dimensions, les Hermanniées possèdent un noyau fort peu chromatique. Il convient encore de remarquer que cette règle valable dans de nombreux cas, n'a pourtant pas une valeur générale. Plusieurs auteurs l'ont contestée. Les observations faites sur la caryologie des Malpighiacées par Michelle FOUËT (1966) ont montré, par exemple, que l'évolution ne s'effectue pas toujours d'une façon aussi simple, puisque dans cette famille, les espèces vraisemblablement les plus primitives, qui sont des arbres, ont les chromosomes les plus grands et des noyaux granuleux à chromocentres particulièrement riches en chromatine. Nous trouvons là un argument supplémentaire pour ne pas retenir cette règle à propos des Sterculiacées.

Source : MNHN, Paris

4. **Liste des nombres chromosomiques.**

	n	2*n*	
ERIOLAENÉES :			
Eriolaena hookeriana W. A.	60		NANDA (1962).
	60		PAL (1964).
FRÉMONTIÉES :			
Fremontia californica Torr. var. *viridis* Harvey	20		LENZ (1950).
DOMBÉYÉES :			
Dombeya spectabilis Boj.		46	GAZET DU CHATELIER (1936).
Dombeya dregeana Sond.		54	POTY, HAMEL.
Dombeya natalensis Sond.		54	POTY, HAMEL.
Pterospermum aurifolium		38	PATHAK et *al.* (1949).
Pterospermum acerifolium Willd.		38	POTY, HAMEL.
Pterospermum suberifolium Lam.		38	POTY, HAMEL.
HERMANNIÉES :			
Hermannia candicans Ait.		12	POTY, HAMEL.
Melochia bracteosa F. Hoffm = M. *melissifolia* Benth. var. *bracteosa* (F. Hoffm) K. Schum.		14	S. et G. MANGENOT (1958)
Waltheria ovata Cav.		14	DIERS (1961).
Waltheria americana L.		40	HARVEY (1966).
BYTTNÉRIÉES :			
Theobrominées :			
Theobroma cacao L.		16	CHEESMAN (1927).
		16	HEYN (1930).
	8	16	KUIPER (1914).
		20	DAVIE (1933).
		20	SIMMONDS (1954).
		26	DELAY (1946-1948).
Theobroma angustifolia Willd.		20	SIMMONDS (1954).
Theobroma bicolor Humb.		20	SIMMONDS (1954).
Theobroma leiocarpa Bernouilli.		20	CARLETTO (1948).
Herrania albiflora Goudot		20	SIMMONDS (1954).
Herrania purpurea Pitt.		20	SIMMONDS (1954).
Guazuma tomentosa H. B. et K.		16	YOUNGMAN (1931).
Leptonychia pubescens Keay		20	S. et G. MANGENOT (1962)
Byttnerinées :			
Ayenia acalyphifolia Griseb.		40	CRISTOBAL (1960).
Ayena aemulata C. L. Cristob.		20	CRISTOBAL (1960).
Ayenia compacta Rose		20	CRISTOBAL (1960).
Ayenia ekmanii C. L. Cristob.		40	CRISTOBAL (1960).
Ayenia eliae C. L. Cristob.		20	CRISTOBAL (1960).
Ayenia Krapovickasii C. L. Cristob.		20	CRISTOBAL (1960).
Ayenia lingulata Griseb.		20	CRISTOBAL (1960).
Ayenia nummularia C. L. Cristob.		20	CRISTOBAL (1960).
Ayenia o'donellii C. L. Cristob.		20	CRISTOBAL (1960).
Ayenia subtilis C. L. Cristob.		40	CRISTOBAL (1960).
Ayenia tomentosa L.		20	CRISTOBAL (1960).

Source : MNHN, Paris

	n	2*n*	
LASIOPÉTALÉES.			
Thomasia solanacea J. Gay.		20	GAZET DU CHATELIER (1939).
HELICTÉRÉES.			
Helicteres hirsuta Lour.	12		NANDA (1962).
Helicteres isora L.	12		NANDA (1962).
MANSONIÉES :			
Mansonia altissima A. Chev.		50	S. et G. MANGENOT (1957).
Triplochiton scleroxylon K. Schum.		40	S. et G. MANGENOT (1957).
STERCULIÉES :			
Sterculia platanifolia L. f.		32	SUGIURA (1938).
Sterculia oblonga Mast.		36	S. et G. MANGENOT (1957).
Sterculia rhinopetala N. Schum.		36	S. et G. MANGENOT (1957).
Sterculia tragacantha Lindl.		36	BODARD (1962).
Sterculia colorata Roxb.		40	GAZET DU CHATELIER (1936).
		40	PATHAK et *al.* (1949).
Sterculia urens Roxb.		40	RAGHAVAN et ARORA (1959).
	20		NANDA (1962).
Sterculia pallens Wall.	20		NANDA (1962).
Sterculia setigera Del.		40	MIEGE (1962).
Sterculia lurida F. Muell.		40	POTY, HAMEL.
Sterculia discolor F. Muell.		40	POTY, HAMEL.
Cola acuminata (P. B.) Schott et Endl.		40	JANAKI-AMMAL.
		40	BODARD (1962).
		40	POTY, HAMEL.
Cola attiensis Aubr. et Pellgr.		42	BODARD (1962).
Cola buntingii bak. f.		42	BODARD (1962).
Cola caricoefolia G. Dors et D. Schum.		42	BODARD (1962).
Cola cordifolia (Cav.) Brenan et Keay		42	BODARD (1962).
Cola gigantea A. Chev. var. *glabrescens* Brenan et Keay		42	BODARD (1962).
Cola humilis (Pierre) Bod.		40–42	BODARD (1962).
Cola heterophylla Schott. et Endl. (= *Cola reticulata* A. Chev.).		40	POTY, HAMEL.
Cola lateritia K. Schum. var. *Maclaudii* Brenan et Keay		42	BODARD (1962).
Cola laurifolia Mast.		42	BODARD (1962).
Cola millenii K. Schum.		42	BODARD (1962).
Cola nitida A. Chev.	20	40	BODARD (1962).
		40	POTY, HAMEL.
Cola triloba (R. Br.) Engl.		42	BODARD (1962).
Cola verticillata (Thonn) Stapf		40	POTY, HAMEL.
Chlamydocola chlamydantha (K. Schum) M. Bod.		42	BODARD (1962).
Ingonia digitata (Mast.) M. Bod.		36	BODARD (1962).
Brachychiton discolor F. v. Muell.		40	POTY, HAMEL.
Brachychiton acerifolius F. v. Muell.		40	POTY, HAMEL.

Source : MNHN, Paris

	n	2*n*	
Heritiera littoralis (Dryand) in Ait.		40	Poty, Hamel.
Tarrietia utilis Sprague		32	S. et G. Mangenot (1957).
Hildegardia barteri Koesterm.		40	S. et G. Mangenot (1957)
Pterygota alata R. Br.	20		Nanda (1962).
Pterygota macrocarpa K. Schum.		36	S. et G. Mangenot (1957).
		36	Bodard (1962).
Firmiana colorata R. Br.	20		Nanda (1962).
Firmiana simplex W. F. Wight.	20		Nanda (1962).

5. Essai de classification caryo-taxinomique des Sterculiacées.

Si la structure nucléaire des Sterculiacées paraît assez homogène pour l'ensemble de la famille, leurs nombres chromosomiques sont à la lecture du tableau précédent fort disparates. Nous allons cependant tenter, en utilisant nos résultats et ceux des autres caryologistes en même temps que les caractères anatomiques, morphologiques et palynologiques connus, d'établir une classification fondée sur la structure nucléaire, dont l'homogénéité paraît justifier immédiatement l'unité de la famille, et surtout sur les nombres chromosomiques de base.

Pour mener cette discussion nous commencerons par rappeler les résultats concernant chaque sous-famille et par établir pour chacune d'elles quel est ou quels sont les nombres de base caractéristiques. Puis nous chercherons s'il existe entre eux des relations et si celles-ci font alors apparaître une certaine parenté entre les genres dont la caryologie a été étudiée. Il sera peut-être possible d'imaginer, d'une manière très imparfaite encore, un schéma de l'évolution chez les Sterculiacées.

1° Eriolaenées.

Cette sous-famille a été créée pour le genre *Eriolaena*, qui groupe une dizaine d'espèces, toutes de l'Asie tropicale. Un seul a fait l'objet de recherches caryologiques. Nanda (1962), puis Pal (1964) ont montré que $n = 60$ chez l'*E. hookeriana*. Il s'agit donc d'une espèce fortement polyploïde. Cependant Gazet du Chatelier estime que ce genre présente des caractères très primitifs aussi bien dans la structure de ses fleurs (tube staminal allongé formé de nombreuses étamines) que dans son anatomie.

Mais une plante peut être polyploïde tout en appartenant à un genre ancien, présentant des caractères primitifs. Cette constatation, qui sera vraisemblablement confirmée par l'existence d'espèces appartenant à ce genre et présentant un degré moins élevé de polyploïdie, nous conduit à penser que le nombre chromosomique de base attribuable à ce genre doit être choisi parmi ceux que Stebbins (1947 et 1950), comme le rappellent S. et G. Mangenot (1962), nomme des « nombres d'origine » et qui seraient le plus vraisemblablement 5, 6, 7 ou 8, et peut-être même 4 ou 3. C'est pourquoi nous croyons préférable de proposer $x = 5$ plutôt que $x = 10$. Ce genre appartiendrait alors à une série ayant un nombre de base originel pour la famille des Sterculiacées. L'*E. hookeriana* est vraisemblablement un paléopolyploïde, selon la définition que Favarger (1952) donne de ce terme, et ses ancêtres diploïdes ont dû certainement disparaître.

2. Frémontiées.

Les deux genres groupés ici sont américains. Ils sont remarquables par un tube staminal allongé mais ne portant que cinq étamines seulement. Seule une des cinq espèces du genre *Fremontia* a fait l'objet d'une étude caryologique due à Lenz (1950). Il établit que $n = 20$ lors de la métaphase II dans les cellules-mères du pollen chez

Source : MNHN, Paris

la var. *viridis* du *F. californica*. Il s'agit là encore vraisemblablement d'un polyploïde appartenant à une série de base $x = 10$ ou $x = 5$. Pour la même raison que précédemment, il paraît légitime de choisir le nombre d'origine, $x = 5$.

3. Dombéyées.

Seize genres asiatiques, africains, malgaches ou australiens sont réunis dans cette sous-famille. Le tube staminal est chez eux court. Il n'existe de résultats caryologiques que pour le genre africano-malgache *Dombeya*.

En 1939, Gazet du Chatelier compte 46 chromosomes somatiques chez le *D. spectabilis* et admet que le nombre de base est $x = 23$ pour cette espèce de l'Afrique tropicale. Chez les *D. dregeana* et *D. natalensis*, tous les deux de l'Afrique australe, nous avons observé 54 chromosomes somatiques. Faut-il les considérer comme des hexaploïdes d'une série de base $x = 9$ ou comme des triploïdes ayant $x = 18$. Gazet du Chatelier signale « la fertilité extrêmement faible » de ces plantes. Peut-être ont-elles pour origine une triploïdie, puisque, comme le remarque H. P. Riley, les triploïdes sont toujours fortement stériles. L'examen des plaques métaphasiques révèle assez souvent des agencements particuliers de certains chromosomes analogues à ceux décrits par cet auteur pour les triploïdes : chromosomes demeurant parallèles trois par trois, ou se groupant par trois pour former des sortes de triangles ou d'éventails.

Trois représentants du genre asiatique *Pterospermum*, le *P. aurifolium* étudié par Pathak *et alii* (1949), les *P. acerifolium* et *P. suberifolium* examinés ici possèdent tous 38 chromosomes. On peut donc admettre qu'ils appartiennent à une série évoluée ayant un nombre de base dérivé $x = 19$. Plusieurs hypothèses peuvent être envisagées pour tenter d'expliquer l'origine de ce nombre : il peut résulter sans doute d'une amphiploïdie apparue au cours de croisements entre des espèces ayant des nombres de base dérivés moins élevés $x = 10$ et $x = 9$, par exemple, ou encore $x = 12$ et $x = 7$; il peut aussi dériver du nombre 18 grâce à l'addition d'un chromosome supplémentaire ou par fragmentation de l'un d'eux. Gazet du Chatelier estime que les *Pterospermum*, en raison de leurs fleurs relativement évoluées puisqu'elles présentent l'amorce d'un androgynophore, doivent être classés normalement chez les Hélictérées. Pourtant les systématiciens jugent cet argument insuffisant pour le maintien de ce genre parmi celles-ci, qui, elles, montrent une évolution plus marquée par le développement de l'androgynophore, et préfèrent considérer les *Pterospermum* comme des Dombéyées. Il conviendra de regarder si la caryologie peut confirmer ce point de vue.

4. Hermanniées.

Cette sous-famille pantropicale rassemble cinq genres. Seule une espèce du genre *Hermannia*, surtout représenté en Afrique, a été examiné ici : le *H. candicans* ne possède que 12 chromosomes. Sans doute s'agit-il d'une forme diploïde ayant 6 pour nombre de base. Mais celui-ci est-il un véritable nombre d'origine? Ne dériverait-il pas plutôt du nombre 5 par gain d'un chromosome?

La seule des quatre-vingts espèces de *Melochia*, le *M. melissifolia* var. *bracteosa*, étudiée par S. et G. Mangenot, est africaine; elle possède 14 chromosomes somatiques. Diers trouve ce même nombre chez le *Waltheria ovata* qui est du Pérou; mais ce genre est aussi bien représenté en Afrique. On peut imaginer que le nombre de base pour ces deux plantes est $x = 7$. Il conviendra d'examiner quelle peut être son origine. Mais, en 1966, Harvey compte chez le *W. americana* 40 chromosomes somatiques. Il y aurait donc pour ce genre une deuxième série de base $x = 10$.

5. Byttnériées.

Nous n'avons pu examiner, faute de matériel utilisable au moment de nos recherches, aucun représentant de cette sous-famille groupant de nombreux genres améri-

Source : MNHN, Paris

cains et un genre africain, et qui a déjà été étudiée par les caryologistes. On y distingue deux tribus :

a. Théobrominées : le genre *Theobroma* aurait pour nombre de base $x = 10$ puisque DAVIE (1933), CARLETTO (1948), SIMMONDS (1954) ont trouvé $2n = 20$ chez quatre espèces, les *T. angustifolia*, *T. bicolor*, *T. lasiocarpa* et *T. cacao*. Mais chez ce dernier KUYPER (1914), CHEESMAN (1927) et HEYN (1930) n'ont observé que 16 chromosomes somatiques, alors que Mlle DELAY en compte 26. Cette espèce cultivée qui possède de nombreuses variétés aurait donc plusieurs nombres de base possibles : $x = 5$ d'une part, $x = 8$ sans doute lui-même dérivé de $x = 5$ par perte d'un chromosome, soit $x = 4$ et par multiplication, puis par addition $x = 13$ $(= 8 + 5)$. Il s'agit vraisemblablement d'une espèce relativement récente, ayant évoluée sous des influences culturales. En effet on retrouve 16 chromosomes somatiques chez le *Guazuma tomentosa*, qui appartient à un genre voisin et on en compte 20 chez deux *Herrania*, l'*H. purpurea* et l'*H. albiflora* qui est la plante ayant servi de type pour la création par BOUDOT de ce genre, contesté par SCHUMANN mais admis par les auteurs qui lui ont succédé. S. et G. MANGENOT comptent également 20 chromosomes dans les racines du *Leptonychia pubescens*, espèce guinéo-congolaise de ce genre africain.

b. *Byttneriinées* : chez huit espèces du genre américain *Ayenia*, Mme CRISTOBAL a établi que $2n = 20$, alors qu'elle trouve chez trois autres $2n = 40$. Il y aurait donc là une série polyploïde de base 10. Toutes ces plantes appartiennent à la section *Ayenia* que cet auteur crée. Sans doute aurait-il été intéressant de savoir si les espèces appartenant à la section *Cybiostigma* ont le même nombre de base, car elles possèdent un pollen différent de celui observé chez les *Ayenia* des deux autres sections.

6. LASIOPÉTALÉES.

Cette sous-famille, uniquement australienne, groupe neuf genres. GAZET DU CHATELIER a étudié le *Thomasia solanacea* qui possède 20 chromosomes somatiques. Peut-être appartient-elle à une série de base $x = 10$, puisque chez lui, comme pour toutes les espèces des quatre sous-familles précédentes, le tube staminal est court. Sans doute en est-il de même pour les Byttnériées ayant 20 chromosomes.

7. HÉLICTÉRÉES.

Six genres rassemblant une cinquantaine d'espèces sont groupés dans cette sous-famille pantropicale. Ils sont tous remarquables par la présence dans les fleurs d'un androgynophore bien développé. Seuls deux représentants du genre *Helicteres* ont été jusqu'à présent examinés. NANDA (1962) a établi pour eux que $n = 12$. Les nombres de base possibles sont $x = 6$ ou $x = 12$.

8. MANSONIÉES.

Les quatre genres réunis dans cette sous-famille sont également caractérisés par la présence d'un androgynophore. S. et G. MANGENOT (1957) ont dénombré 50 chromosomes somatiques chez le *Mansonia altissima*. Est-ce une plante ayant elle aussi $x = 10$ comme nombre de base et ce serait alors un pentaploïde. Il semble plus raisonnable d'admettre que l'on a là un représentant, soit d'une série ayant le nombre originel $x = 5$, et ce *Mansonia* serait décaploïde, soit d'une série possédant un nombre dérivé de celui-ci par multiplication, tel que 25. En effet ce nombre ne doit pas paraître plus étonnant que $x = 23$ déjà signalé chez le *Dombeya spectabilis*. Ces deux auteurs trouvent également que $2n = 40$ chez le *Triplochiton xeroxylon*. Sans doute faut-il admettre pour lui que $x = 10$.

9. STERCULIÉES.

Les plantes rassemblées dans cette sous-famille présentent normalement un androgynophore bien que la plupart du temps leurs fleurs soient unisexuées par avortement.

Source : MNHN, Paris

Mais elles sont surtout caractérisées par l'apocarpie (leur fruit est formé de plusieurs follicules libres), alors que celles appartenant aux autres sous-familles sont syncarpes.

Du point de vue de la caryologie ce sont les mieux connues.

Chez le genre *Sterculia*, on observe trois séries distinctes par le nombre de leurs chromosomes. En effet certaines espèces présentent 40 chromosomes somatiques : ce sont le *S. setigera* (MIEGE 1962), le *S. colorata* (GAZET DU CHATELIER, puis PATHAK *et alii*), le *S. urens* [RAGHAVAN et ARORA (1959)], le *S. urens* et *S. pallens* pour qui NANDA (1962) trouve $n = 20$, le *S. lurida* et *S. discolor* étudiés ici. Sans doute ont-ils pour nombre de base $x = 10$. D'autres, dont les dénombrements chromosomiques sont l'œuvre d'une part de S. et G. MANGENOT (1957), les *S. oblonga* et *S. rhinopetala*, d'autre part de BODARD (1962), le *S. tragacantha*, possèdent 36 chromosomes et doivent appartenir à une série de base 6. Enfin SUGIURA (1936) établit que $2n = 32$ chez le *S. platanifolia*. Cet espèce pourrait alors être un tétraploïde de base 8. Mais ne serait-il pas plutôt un octoploïde de base 4? Nous serions tentés d'admettre cette dernière possibilité, car elle nous permettrait de suggérer que le nombre de base dérivé $x = 10$ pourrait provenir d'une amphiploïdie stabilisée entre deux espèces dont les génomes seraient respectivement formés de 4 et 6 chromosomes.

L'examen de la répartition géographique de ces *Sterculia* montre que seules des espèces africaines ont 36 chromosomes, que l'espèce chinoise et japonaise en possède 32, et que celles présentant 40 chromosomes sont ou australiennes ou de l'Asie tropicale, l'Inde en particulier. Ces constatations recouvrent certaines observations de BODARD (1959), mais ne le recouvrent pas toutes cependant. En effet si cet auteur admet l'opinion de NORMAND (1955) qui, après une étude anatomique, conclut à séparer les *Sterculia* africains des asiatiques, ce que semble confirmer la caryologie, il place côte à côte dans le tableau de classification qu'il propose, les *Sterculia* asiatiques, le *S. setigera*, qui bien qu'africain, présente comme eux $2n = 40$, et le *S. tragacantha*, qui, lui, appartient vraiment au groupe des *Sterculia* d'Afrique caractérisés par 36 chromosomes. Ces remarques montrent que l'histoire de ce genre est sans doute fort complexe et qu'elle ne pourra être complètement connue qu'après encore de nombreux travaux.

Le genre *Cola*, qui est exclusivement africain, a été lui aussi relativement bien étudié du point de vue de la caryologie, particulièrement par BODARD (1962). La plupart des especes ont $2n = 42$, mais quelques uns n'en possèdent que 40. Ce sont d'ailleurs presque toujours des plantes qui avaient été primitivement classées dans le genre *Sterculia* : ce sont, par exemple, les *Cola acuminata*, *C. verticillata*, *C. nitida* et le *C. heterophylla* que BODARD identifie au *C. reticulata*. Cet auteur admet même que le *C. humilis* possède tantôt 40, tantôt 42 chromosomes. Or l'étude des caractères floraux faite par cet auteur montre l'homogénéité du genre *Cola*.

La question de savoir quelle peut être l'origine et la relation existant entre ces deux nombres de chromosomes devra être examinée plus longuement.

Le nombre de base dérivé $x = 10$ peut être admis encore pour le genre *Brachychiton*, puisque les deux *B. discolor* et *B. acerifolius*, originaires de l'Australie, ont $2n = 40$. Il en est de même pour le *Heritiera littoralis* qui croît en Australie et dans certaines îles du Pacifique, pour le *Hildegardia Barteri*, espèce africaine étudiée par S. et G. MANGENOT, pour deux *Firmiana* asiatiques examinés par NANDA, car tous ont $n = 20$ ou $2n = 40$. Ces résultats montrent qu'il y a beaucoup d'affinité entre les genres *Hildegardia* et *Firmiana*, longtemps confondus.

Le genre *Tarrietia*, que certains auteurs, KOSTERMANS en particulier, veulent confondre avec le genre *Heritiera*, semble être différent de celui-ci puisque S. et G. MANGENOT ont compté 32 chromosomes chez le *T. utilis*, qui appartient à la flore Guinéo-congolaise. Mais BODARD pense que comme pour les *Sterculia*, il convient de séparer les espèces africaines des espèces asiatiques, pour lesquelles on n'a malheureusement aucun renseignement caryologique. Pour résoudre, avec l'aide de la caryologie, ce problème il faut d'autres études. Il semble exister un certain parallélisme entre ces

Source : MNHN, Paris

deux genre *Heritiera*, *Tarrieta* et le genre *Sterculia* : chez lui, comme chez eux les plantes australiennes ont 40 chromosomes, chez lui les plantes africaines en ont 36 et les asiatiques 32; chez les *Tarrietia* d'Afrique il y a 32 chromosomes... Mais l'opinion des morphologistes français est actuellement de bien distinguer les genres *Heritiera* et *Tarrietia* (cf. BODARD 1962).

Proche des *Tarrietia* africains par le type de ses fleurs, le *Chlamydocola chlamydantha* a 42 chromosomes, ce qui semble le rattacher surtout au genre *Cola*, dont il diffère par la structure de ses graines (BODARD 1962).

L'*Ingonia digitata*, type de ce genre créé par BODARD pour une plante décrite comme étant un *Cola*, et les *Pterygota* africains tels que le *P. macrocarpa* sont voisins par la morphologie de leurs fleurs et de leurs graines; BODARD (1959) parle à leur propos d'un type *Pterygota-Ingonia*. Cette parenté semble confirmée par leurs nombres chromosomiques qui sont égaux à 36 chromosomes. Par contre NANDA (1962) détermine que le *P. alata*, espèce de l'Inde, a $n = 20$. Il y a peut-être là encore une distinction à établir entre les espèces propres à l'Asie et à l'Afrique.

Il ressort de cet examen que des nombres de bases fort divers peuvent être attribués aux Sterculiacées. Pourtant l'on observe une fréquence plus grande des nombres $x = 10$ ou $x = 5$, particulièrement dans les sous-familles considérées comme primitives; on reconnaît aussi que $x = 6$ et $x = 7$ doivent être admis puisqu'il existe des espèces à 12 et 14 chromosomes. Chez les Sterculiées nous avons vu qu'il existait une série de base $x = 8$ ou peut être $x = 4$. Ces quelques faits nous conduisent à penser que le nombre $x = 5$ est celui qui devait caractériser les ancêtres des Sterculiacées; puis qu'à partir de lui ont dû apparaître les nombres 4 et 6 par perte et gain d'un chromosome, sans doute à la suite de répartitions irrégulières au cours de certaines méioses; que, plus tard encore, un phénomène analogue aurait pu donner naissance à des bases $x = 7$, pendant que simultanément se formaient de nouvelles bases $x = 5$ différentes chacune d'au moins une unité de la précédente. Ces nombres 4, 5, 6 et 7, dérivant les uns des autres par perte, gain, échange de chromosomes constitueraient l'équipement chromosomique d'origine des Sterculiacées actuelles.

Ce sont eux qui ont donné naissance aux nombres de base plus élevés d'abord par simple multiplication (autopolyploïdie), ou par combinaisons (allopolyploïdie), puis par perte ou gain de chromosomes au niveau des nombres chromosomiques précédents.

Nous avons tenté de résumer dans le schéma 1 les diverses hypothèses qui peuvent être proposées et qui pourront être retenues après discussion.

Le nombre des combinaisons est très élevé. Il y a d'abord les multiplications de génomes : $8 = 2 \times 4$, $10 = 2 \times 5$, $12 = 2 \times 6$, $14 = 2 \times 7$, $16 = 2 \times 8$, $18 = 2 \times 9$... et plus loin encore $12 = 3 \times 4$, $18 = 3 \times 6$, $21 = 3 \times 7$, $24 = 3 \times 8$ ou 4×6, etc. Mais on peut admettre avec GORENFLOT que dans ce cas, « la puissance créatrice de la polyploïdie et son rôle dans l'évolution sont assez limités. Bien que multipliant le nombre des espèces, et même celui des genres, elle ralentit plus l'évolution qu'elle ne la facilite ». Il y a dû avoir aussi sans doute des additions de génomes donnant des nombres encore simples, puis plus complexes : $9 = 5 + 4$, $10 = 6 + 4$, $12 = 7 + 5$, $13 = 5 + 8$ ou $6 + 7$, ou $9 + 4$, $19 = 10 + 9$ ou $7 + 12$, $20 = 14 + 6$. Peut être y a -t - il eu formation de 11 et 17 bien qu'ils n'aient pas encore été observés. Ultérieurement le nombre 23 a pu se produire par diverses additions $(14 + 9)$, $(18 + 5)$, $(10 + 13)$.

Enfin, des gains et pertes de chromosomes ont également dû intervenir : c'est ainsi, par exemple, en raison de l'unité du genre *Cola*, on peut penser que $n = 21$, s'il peut certes, avoir pour origine 3×7, dérive plus vraisemblablement de $20 + 1$, et, inversement que certaines espèces ayant $n = 20$ ont pu naître secondairement d'espèces possédant $n = 21$ par perte d'un bivalent. De même peut-on supposer que l'unité des Dombéyées pourrait avoir une origine dans une polyploïdie suivie de pertes chro-

Source : MNHN, Paris

mosomiques : 23 viendrait alors de 24 — 1 ou plutôt (4 × 6) — 1 et 19 de 18 + 1 qu'il conviendrait d'écrire (3 × 6) + 1.

De toute façou, il apparaît clairement en regardant ce schéma que la famille des Sterculiacées possède une unité incontestable, en raison du jeu très varié des combinaisons chromosomiques. Cette unité explique sans doute les difficultés qu'on a à bien définir les espèces, les genres et parfois même les sous-familles. Ne voit-on pas apparaître chez certaines espèces appartenant incontestablement à un genre déterminé, une particularité caractéristique d'un autre genre. Par exemple dans des sous-familles définies

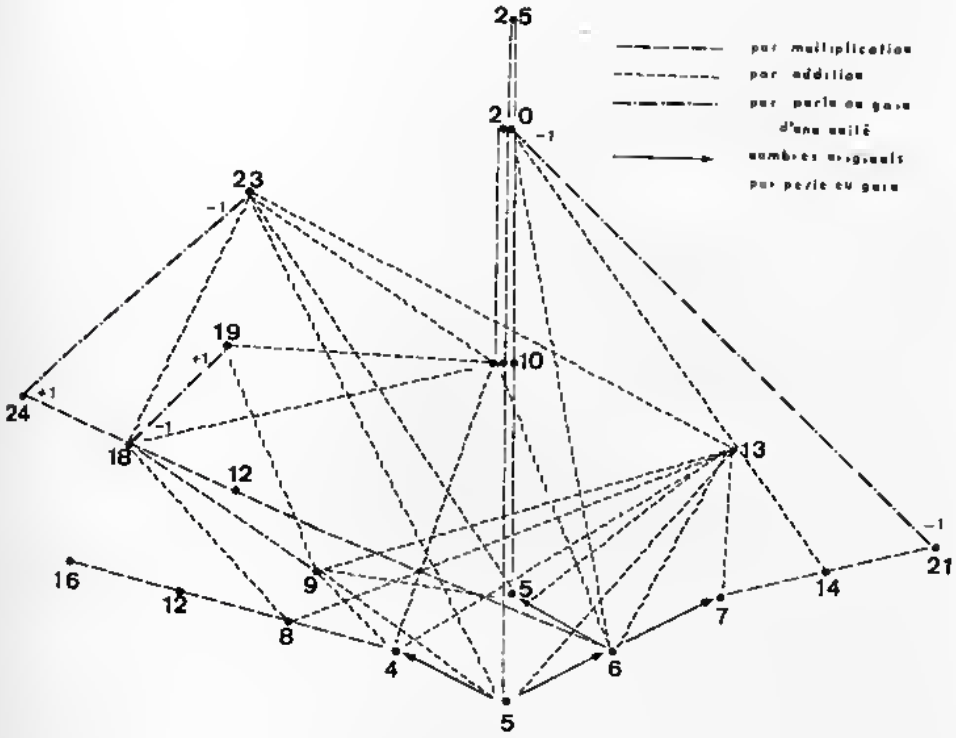


SCHÉMA 1

par l'absence de l'androgynophore, il y a des plantes qui en présentent un plus ou moins développé, tels les *Ayenia* de la section *Ayenia* chez les Byttnériées. N'est-ce pas aussi le cas des *Pterospermum*, placés d'abord chez les Hélictérées, maintenant rangés parmi les Dombeyées et que ERDTMAN ne sait où classer d'après ses seuls caractères palynologiques.

Il semble donc légitime de ne pas admettre, comme le font la plupart des morphologistes, la proposition de EDLIN qui isole les Sterculiées pour les élever au rang de famille distincte de celle qui grouperait toutes les autres Sterculiacées. Il n'en reste pas moins vrai qu'elles se distinguent de celles-ci par le caractère de l'apocarpie.

Quelles conclusions pouvons nous tirer maintenant de cette discussion pour comprendre l'agencement des sous-familles les unes par rapport aux autres? Pouvons nous répondre à certaines questions que nous avons été amenés à nous poser?

Les Eriolaenées, sous-famille, qui groupe vraisemblablement des paléopolyploïdes, présentent des caractères primitifs et doivent avoir des équipements chromosomiques dérivant, soit directement du nombre de base originel 5, soit de celui apparu secondairement à partir du nombre 6 lui-même issu de 5.

Source : MNHN, Paris

Contrairement à ce que pense Rao, certaines Hermanniées seraient peu évoluées et anciennes, moins peut être que les précédentes cependant, puisqu'elles ont pour nombres de base $x = 6$ et $x = 7$ et qu'elles sont encore simplement diploïdes. Mais que penser du *Waltheria americana* L. , apparemment moins primitif, puisqu'il paraît avoir $x = 10$ comme nombre de base? La solution la plus simple serait sans doute d'admettre que ce nombre dérive par polyploïdie de $x = 5$, ce qui pourrait expliquer ses caractères peu évolués. Pourtant cette espèce a une dispersion très vaste, puisqu'elle se rencontre en Amérique aussi bien dans l'hémisphère Sud que dans l'hémisphère Nord. Ce caractère fait songer à une origine alloploïde, lui permettant d'avoir une plus grande souplesse écologique. Il faudrait alors supposer qu'elle est simplement diploïde, ayant un nombre de base dérivé $x = 20$, résultat de l'addition d'une espèce de base $x = 6$ et d'une autre ayant une base $x = 14$, dérivée elle-même de $x = 7$ par doublement. Ce qui expliquerait l'unité reconnue des Hermanniées.

Les Dombéyées, malgré certains de leurs caractères considérés comme primitifs, seraient moins anciennes, car elles possèdent, semble-t-il, des nombres de base dérivés élevés, résultant probablement de combinaisons secondaires : le genre *Dombeya* rassemble des espèces ayant les unes 46 chromosomes et pour lesquelles $x = 23$, les autres 54. La présence sur les plaques équatoriales de figures groupant par trois certains chromosomes nous ont conduit à admettre que pour elles $x = 18$. Ce nombre de base dérivé peut avoir des origines diverses, mais seules ne peuvent être retenues que celles ayant un rapport avec le nombre 23. La relation la plus simple est d'admettre que 18 est le résultat d'un triplement du nombre d'origine, avec le sens que nous lui avons donné précédemment, $x = 6$ et que $x = 23$ serait apparu chez des plantes tétraploïdes de la même série à la suite de la perte d'un chromosome ($x = (6 \times 4) - 1$). Sans doute la réalité n'a t-elle pas été aussi simple et des étapes intermédiaires, telle que $x = 12$ par exemple, ont dû apparaître, permettant l'apparition d'autoallopolyploïdes ($12 + 6$).

Il semble légitime de placer dans cette sous-famille le genre *Pterospermum* qui appartient à une série chromosomique de base 19. Son origine en effet doit pouvoir être expliquée par gain d'un chromosome chez des plantes ayant elles aussi $x = 18$, sans doute dérivé secondairement de $x = 6$, comme dans le cas précédent.

Mais alors n'existerait-il pas une parenté possible entre la sous-famille des Dombéyées et celles des Hélictérées où l'on rangeait autrefois le genre *Pterospermum*? En effet les deux *Helicteres*, dont la caryologie est connue, possèdent 24 chromosomes et doivent appartenir eux aussi à une série dont le nombre de base originel serait $x = 6$, même, si en raison de leurs caractères évolués, on doit admettre pour eux que le nombre de base actuel est $x = 12$.

Il y aurait là une série évolutive de base $x = 6$, groupant certaines Hermanniées, puis les Dombeyées enfin les Hélictérées. Simultanément on verrait l'androgynophore se développer progressivement. Ce groupement à l'avantage de ne pas contredire les vues de systématiciens comme Melchior et de vérifier dans une certaine mesure celles de Gazet du Chatelier et d'Emberger. Nous y retrouvons en effet 3 ou 4 tribus que ces deux auteurs placent parmi les Eriolaenoidées. Mais les Eriolaenées elles-mêmes pour lesquelles nous avons admis que $x = 5$ seraient peut être à placer à la base de ce phylum qui serait remarquable par la présence de fleurs pseudo-corollées chez tous ses représentants.

Doit-on placer au voisinage de ces plantes les *Mansonia* dont la position semble incertaine sur le plan de la morphologie et sur celui de la palynologie, et qui possèderaient aussi des fleurs dont la corolle serait d'origine staminale? Ce qui conduit Emberger à les ranger parmi les Hélictérées. Chez eux comme chez les autres Mansoniées l'androgynophore est bien développé. Or le *Mansonia altissima* possède 50 chromosomes et le *Triplochyton scleroxylon* en a 40. Ils semblent appartenir à une série dont le nombre de base originel serait 5. Ils auraient donc une origine fort proche de celle es Eriolaenées.

Source : MNHN, Paris

Existe-t-il alors une évolution comparable chez les Sterculiacées remarquables par leurs fleurs apétales ou normalement pétalées (corolle vraie)? Sans doute peut-on placer les Frémontiées vers la base de ce phylum et lui attribuer, comme nombre de base $x = 15$. Pour elles, comme pour les Eriolaenées, il semble légitime d'admettre qu'il s'agit de paléopolyploïdes ($2n = 40$).

Les Byttnériées, comme les précédentes, sont américaines; pourtant le genre *Leptonychia* est africain. On rencontre chez elles une importante série de base $x = 5$ de caractère ancien groupant les *Ayenia* ($2n = 20$ ou 40), le *Leptonychia* ($2n = 20$) les *Herrania* ($2n = 20$), trois *Theobroma* ($2n = 20$). Mais à côté de ces espèces on observe aussi une série de base 8 où se range le genre *Guazuma* ($2n = 16$) et certaines variétés du *Theobroma cacao L.*; mais chez cette espèce où il existe aussi des variétés ayant $2n = 20$ on a pu également trouver une plante présentant 26 chromosomes somatiques. Le nombre dérivé 13 semble résulter de l'addition d'un génome de base $x = 5$ avec un autre de base 8. Sans doute celui-ci a-t-il pour origine des plantes appartenant à une série de base 4 qui serait formée à partir des formes ancestrales ($x = 5$) par perte d'un chromosome.

Les Lasiopétalées sont très voisines des Byttnériées par l'ensemble de leur morphologie florale; elles s'en distinguent pourtant parce que leurs fleurs ne présentent pas de staminodes. Van Tieghem réunissait ces deux sous-familles en une seule. Certes, il n'y a actuellement de renseignements caryologiques que pour le seul *Thomasia solanacea*, mais il montrent qu'avec 20 chromosomes il appartient lui aussi à une série de base 10. Ce nombre dérivé a peut être pour origine une base plus ancienne $x = 5$. Mais il peut aussi en avoir une autre comparable à celle qui paraît devoir être retenue chez certaines Sterculiées.

Chez celles-ci, nous trouvons trois séries dont les nombres chromosomiques de base sont différents : pour l'une, il est égal à 6; on y trouve des plantes appartenant aux genres *Ingonia*, *Sterculia* et *Pterygota*, possédant toutes $2n = 36$. Pour la seconde, $x = 4$ vraisemblablement puisque le *Tarrietia utilis* et le *Sterculia platanifolia* ont 32 chromosomes somatiques. La troisième, très importante, semble caractérisée par $x = 10$; mais elle ne paraît pas avoir pour origine, du moins dans tous les cas, une série plus ancienne de base 5. En effet elle groupe chez les genres *Sterculia* et *Pterygota* des espèces asiatiques ou australiennes pour qui $n = 20$; il vient aussitôt à l'esprit, comme nous l'avons déjà remarqué, que ce nombre dérivé doit résulter de l'addition des nombres originels $x = 4$ et $x = 6$. Il pourrait en être de même pour les *Brachychiton*, les *Heritiera*, *l'Hildegardia* et les *Firmania*. En est-il de même pour de nombreux *Cola* ayant $2n = 40$ et qui ont été longtemps classés parmi les *Sterculia*. Mais les espèces de ce genre Africain ne doivent pas avoir de relations directes avec les *Sterculia* d'Afrique qui ont normalement 36 chromosomes somatiques. Mais il est d'autres *Cola* remarquables par leurs 42 chromosomes. Il doit y avoir de grandes affinités entre les deux génomes 40 et 42 puisque Bodard les retrouve l'un et l'autre chez le *C. humilis*. Une hypothèse simple, apparemment satisfaisante pour l'esprit, consiste à admettre que chez les *Cola* le nombre de base principal est $x = 20$ et que celui-ci a pu donner naissance au nombre dérivé $x = 21$ par le gain d'un chromosome, rendu possible à la suite d'irrégularités dans la répartition des chromosomes au cours de méioses anormales. Est-ce la véritable explication? Sans doute peut-on en imaginer d'autres, comme celle-ci qui est tout aussi simple; le nombre fondamental serait au contraire $x = 21$. N'est-ce pas celui qui caractérise le genre monospécifique *Chlamydocola* créé par Bodard, dérivé par triploïdie de la base $x = 7$ rencontrée chez les genres *Melochia* et *Waltheria*. Ce serait alors la perte d'un chromosome qui aurait provoqué l'apparition du nombre 20. Mais ce nombre $x = 7$ n'a pas encore été trouvé chez les espèces ayant une vraie corolle. C'est pourquoi il nous semble légitime, pour le moment du moins, d'accepter la première de ces deux hypothèses.

Source : MNHN, Paris

Le schéma 2 permet de résumer les suggestions que nous proposons pour interpréter l'histoire des Sterculiacées.

Evidemment l'enchaînement de ce systéme évolutif est hypothétique en raison du trop petit nombre de nos observations, des nombres chromosomiques connus et des nombres de base établis d'une manière conjecturale.

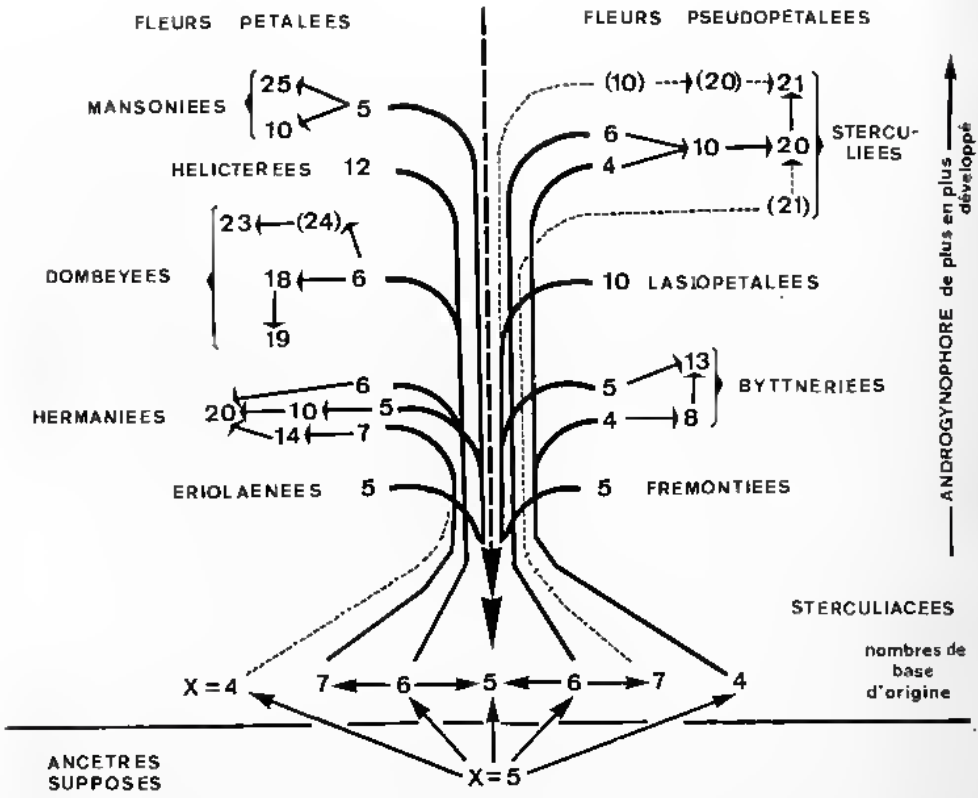


SCHÉMA 2

Par son ancienneté la famille des Sterculiacées pose de nombreux problémes. Seule l'étude caryologique d'un grand nombre d'espèces permettra peut être d'en résoudre quelques-uns, et parmi les plus importants, ceux qui concernent son évolution.

***

Peut-on enfin essayer d'apporter une réponse au problème soulevé par ERDTMAN et par EMBERGER qui s'interrogent pour savoir si les parentés existant entre les Sterculiacées, les Tiliacées, les Bombacacées et les Malvacées, sont si étroites qu'elles justifieraient leur regroupement en une seule famille.

Par leur structure nucléaire, ces quatre familles semblent avoir des affinités puisque toutes peuvent être classées parmi les plantes á noyaux disréticulés ; seuls les chromocentres sont toujours bien visibles, tandis que le réticulum est souvent difficile à observer. Chez les Sterculiacées on a surtout des noyaux semi-réticulés mais, BODARD estime que chez les *Mansonia* il y a presque une structure réticulée. Chez les Malvacées et les Tiliacées, au contraire, Mlle DELAY (*loc. cit.*) et MOUSSEL (1966) décrivent des noyaux réticulés chromocentriques.

Source : MNHN, Paris

Par le nombre et par l'aspect des chromosomes, peut-on découvrir une parenté plus évidente. Nous venons de voir que les Sterculiacées pouvaient être définies comme possédant de petits chromosomes et comme dérivant d'ancêtres ayant probablement le nombre de base d'origine $x = 5$, qui aurait donné les nombres dérivés 4, 6 et 7, puis 10, 12, 13, 18, 19, 20, 21, 23.

Chez les Bombacacées, la polyploïdie est très élevée puisque les genres *Bombax* et *Ceiba* possèdent, 72, 80 et 88 chromosomes somatiques. Peut-être s'agit-il d'octoploïdes appartenant á trois séries de base 9, 10 et 11, qui seraient elles-mêmes issues, comme on l'observe chez les Sterculiacées, de séries plus anciennes ayant respectivement $x = 4$, 5 et 6 par addition de génomes : $4 + 5$, $5 + 5$, $5 + 6$. Comme pour elles encore, il est possible d'admettre que le nombre de base le plus primitif serait $x = 5$. Il y aurait lá un parallélisme net dans l'évolution des deux familles.

Chez les Malvacées, si l'on en juge d'aprés les Index de nombres chromosomiques et surtout d'aprés l'article de Skovsted, il a été observé des nombres de base très variés qui, pour la plupart, peuvent être groupés en cinq séries : $x = 5$ et $n = 5$, 10, 15 et 25, $x = 6$, et $n = 12$, 18 et 36, $x = 7$ et $n = 7$, 14, 21, 28, 35, 42 et 56, $x = 11$ et $n = 11$, 22 et 33, $x = 13$ et $n = 13$, 26, 39, et 65. A ceux-ci, il faut ajouter $x = 8$, $x = 9$, $x = 17$ et $x = 19$. Sans doute peut-on encore imaginer que tous ces nombres dérivent de $x = 5$ qui aurait une nouvelle fois donné les étapes intermédiaires $x = 6$ et $x = 7$ ainsi peut être que $x = 4$, qui n'a pas encore été retrouvé. L'histoire des Malvacées ressemblerait donc à celle des deux autres familles, d'autant plus qu'elle posséde aussi des petits chromosomes.

Enfin chez les Tiliacées, Moussel (1966) montre que le nombre de base ancestral devait être $x = 4$. A partir de lui se seraient formés d'abord $x = 5$ et $x = 3$, puis $x = 6$, 7, 8, 9 et 10. Les chromosomes sont chez elles aussi de petites dimensions.

Sans doute est-il impossible actuellement de répondre á la question posée. Mais il est sûr que la caryologie, en confirmant les résultats des autres disciplines et particulièrement ceux de la biogéographie, montre qu'il existe entre ces quatre familles une parenté très grande et qu'en réduisant à elles seules l'ordre des Malvales celui-ci posséde une homogénéité réelle et devient un groupe naturel incontestable.

Résumé

Douze nombres chromosomiques nouveaux ont été déterminés et deux autres vérifient des résultats antérieurement publiés. Il a été reconnu que la structure nucléaire des Sterculiacées appartient au type semi-réticulé á chromocentres. La discussion des résultats obtenus, confrontés á ceux d'autres caryologistes, a conduit à proposer une nouvelle classification des types nucléaires : aux noyaux *eurériculés* peuvent être opposés les noyaux *disréticulés*; elle a permis également, en tenant compte des données déjá connues de la morphologie et de l'anatomie, d'ébaucher un schéma évolutif des Sterculiacées n'ayant certes qu'une valeur d'hypothèse provisoire.

Summary

Twelve new chromosomes numbers were determined and two others verify results previously published. It was recognised that the nuclear structure of the Sterculiaceae belongs to the semi-reticulate type with chromocenters. The discussion of the results obtained and compared wtih those of other caryologists has lead to the proposal of a new classification of the nuclear types : in opposition with the *eureticulate* nuclei are placed the *disreticulate* nuclei; it has equally permitted, while keeping in mind the particulars already accepted in morphology and anatomy, the rough shaping of an evolutionary diagram of the Sterculiaceae which certainly has only a provisory hypothetical value.

Source : MNHN, Paris

Zusammenfassung

Es wurden zwölf neue chromosomische Anzahlen festgestellt und zwei weitere bestätigen früher veröffentliche Resultate. Man erkannte ebenfalls, dass die Kernstruktur der Sterculiaceae zu einem fast netzformigen chromozentrischem Typ gehört. Eine Besprechung dieser Resultate verglichen mit den Resultaten anderer Karyologisten hat dazu geführt, eine neue Klassifizierung der Kerntypen darzustellen : den *einwandfreien netzformigen Kernen* (*Chromonemakernen*) können *unregelmassig netzförmige Kerne* gegenüber gestellt werden; sie hat ebenfalls erlaubt, unter Berücksichtigung der schon bekannten Angaben über Morphologie und Anatomie, ein Entwicklungsschema der Sterculiaceae zu zeichnen, welches sicherlisch nur einen provisorischen Hypothesen-wert besitzt.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Bodard (M.), 1959. — Propositions nouvelles sur la classification des Sterculiées, *Ann. Fac. Sc. Univ. Dakar*, *4*, p. 57-60.

——, 1962. — Contribution à l'étude systématique du genre *Cola* en Afrique occidentale. *Ibid.*, *7*, p. 1-182.

Bowden (W. M.), 1940. — Diploïdy, polyploïdy and winter hardiness relationships. *Amer. J. Bot.*, *27*, p. 357-371.

Carletto (G. M.), 1948. — Morfologia dos cromosomies de *Theobroma leiocarpa*. *Bol. Mus. Nac. Rio-de-Janeiro*, Bot. ser., *9*, p. 1-7.

Chardard (R.), 1962. — Recherches sur les cellules-mères des microspores des Orchidées. Étude au microscope électronique. *Rev. cytol.* et *Biol. végét.*, *24*, p. 1-148.

Cheesman (E. E.), 1927. — Fertilization and embryogeny in *Theobroma cacao* L. *Ann. Bot.*, *41*, p. 107-137.

Cristobal (C. L.), 1960. — Revisio del genro *Ayenia* (Sterculiaceae). *Op. Lilloana*, *Tucuman*, *4*, p. 1-230.

Darlington (C. D.), Janaki Ammal (E. K.), 1945. — Chromosome Atlas of flowering plants, Allen et Unwin édit., p. 1-397.

Darlington (C. D.) et Wylie (A. P.), 1955. — Chromosome Atlas of flowering plants. Allen et Unwin., p. 1-519.

Davie (J. H.), 1933. — Cytological studies in the Malvaceae and certain related families, *J. Genet.*, *28*, p. 33-67.

De Candolle (A. P.), 1824. *Byttneriaceae* in *Prodomus systematis naturalis regni vegetabilis*, *1*, p. 481-502.

Delay (C.), 1946-1948. — Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. *Rev. Cytol. et cytophysiol. végét.*, *9*, p. 169-222 et *10*, p. 103-228.

Diers (L.), 1961. — Der Anteil an Polyploiden in den Vegetations-gurteln der Westkordillere Perus. *Zeits. f. Bot.*, *49*, p. 437-488.

Doutreligne (J.), 1939. — Chromosome et nucléole dans les noyaux du type euchromocentrique. *La Cellule*, *42*, p. 29-100.

Edlin (J. L.). 1935. — Critical revision of certain taxonomies groups of the Malvales. *New Phytol.*, *34*, p. 1-20 et 122-143.

Eichhorn (A.), 1949. — Caryologie du *Lupinus Tassilicus*. *Rev. cyt. et Biol. végét.*, *11*, p. 333-350.

Emberger (L.), 1960. — Les végétaux vasculaires *in* Chadefaud (M.), et Emberger (L.). Traité de Botanique. *2*, fasc. 2., Masson et Cie, édit., Paris, p. 735-1539.

Erdtman (G.), 1966. — Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Haffner Publishing Co. édit., New York. London, p. 1-553.

Favarger (C.), 1946. — Recherches sur la sous-famille des Silénoïdées. *Bull. Soc. Bot.* Suisse, *56*, p. 365-446.

——, 1952. — Recherches sur quelques Mélastomacées d'Afrique occidentale. *Bull. Soc. Bot.* Suisse, *62*, p. 5-65.

Fouët (M.), 1966. — Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Malpighiacées. *Adansonia*, *6*, p. 457-505.

Gagnieu (I.), 1948. — Hérédité polysomique : travaux récents, points de vues actuels sur l'étude des Polyploïdes. *Ann. Biol.*, *24*, p. 321-350.

Gazet du Chatelier (G.), 1936. — Un nouveau type de noyaux interphasiques. *Bull. Soc. Bot. France*, *83*, p. 81-88.

Source : MNHN, Paris

——, 1939. — Sur les particularités cytologiques des Sterculiacées. *Rev. de Cytol. et de Cytophysiol. Végét. 4-5*, p. 1-81.

——, 1940. — Recherches sur les Sterculiacées. Thèse, Doctorat ès-Sciences, Montpellier. Librairie générale de l'Enseignement édit., Paris, p. 1-105.

Gorenflot (R.), 1958. — La Polyploïdie chez les végétaux. *Ann. Biol. 34*, p. 361-394.

Hamel (J. L.), 1953. — Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Saxifragacées. *Rev. de Cytol. et de Biol. Végét., 14*, p. 113-313.

Harvey (M. J.), 1966. — *In* Löve (A.), : IOPB Chromosome number reports. VII. *Taxon, 15*, p. 160.

Heyn (A. N. J.), 1930. — Die Befruchtung bei *Theobroma cacao, Proced. Acad. Sc. Amst. 33*, p. 553-541.

Hutchinson (J.), 1959. — The Families of Flowering Plants. I. — Dicotyledons. 2e édit. Oxford University Press, édit., p. 1-610.

Kuyper (J.), 1914. — Die Entwicklung des Weiblichen Geschlechts. — Apparats bei *Theobroma cocao. Rec. Trav. Bot. Neerl.*, 9, p. 37-43.

Kostermans (A. J. G. H.), 1954. — A note on some African Sterculiaceae. *Bull. Jard. Bot.*, État., *24*, p. 335-338.

Lenz (L. W.), 1950. — Chromosome numbers of some western american plants. I, *El Aliso, 2*, p. 317-318.

Mangenot (S.), Mangenot (G.), 1957. — Nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones d'Afrique occidentale. *Bull. Jard. Bot. État, 27*, p. 639-654.

——, 1958. — Deuxième liste de nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique occidentale. *Ibid., 28*, p. 315-329.

——, 1962. — Enquête sur les nombres chromosomiques dans une collection d'espèces Tropicales. *Rev. de Cytol. et Biol. végét. 25*, p. 411-447.

Melchior (H.), 1964. — A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. T. II Angiospermen, *Douzieme édit.*, Gebrüder Borntraeger édit., Berlin, p. 1-666.

Miège (J.), 1962. — Quatrième liste de nombres chromosomiques d'espèces d'Afrique occidentale. *Rev. Cyt. et Biol. végét., 24*, p. 149-164.

Mildbraed (J.), 1928-1929. — Die Sterculiaceen Papuasiens. *Engl. Bot. Jahrb., 62*, p. 347-367.

Moussel (B.), 1963. — Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Myrtacées. *Mémoires du Muséum*, nouv. sér. Bot., *16*, p. 91-125.

——, 1966. — Contribution à l'étude caryotaxinomique des Tiliacées. *Bull. Mus. Paris, 38*, p. 311-327.

Nanda (P. C.), 1962. — Chromosome numbers of some trees and shrubs. *Jour. Ind, Bot. Soc., 41* p. 271-277.

Normand (D.) 1955. — Atlas des bois de la Côte d'Ivoire. II. Centre Techn. forestier tropical édit. p. 244.

Pal (M.) 1964. — Chromosome numbers in some indian Angiosperms. I. *Proc. Ind. Acad. Sc., 60*, B, p. 347-351.

Pathak (G. N.). Singh (B.), Tinari (K. M.), Srivastava (A. M.), Pande (K. K.), 1949. — *Cur. Sc., 18*, p. 347.

Pellegrin (F.), 1950. — *Sterculia* et *Cola* du Gabon. *Bull. Soc. Bot. France, 97*, p. 7-9.

——, 1950-1951. — Sterculiacées du Gabon. *Mémoires Soc. Bot. France*, p. 29-49.

Raghavan (R. S.), Arora (C. M.), 1959. — Chromosome numbers in Indian medicinal Plant. II. *Proc. Ind. Acad. Sc.*, sér. B, *47*, p. 352-358.

Rao (L. N.), 1949. — Floral anatomy of some Sterculiaceae. *Jour. Ind. Bot. Soc., 28*, p. 237-245.

——, 1950. — Pollen grains of Sterculiaceae. *Jour. Ind. Bot. Soc., 29*, p. 130-137.

——, 1953. — Contribution to the embryology of Sterculiaceae. *Ibid. 32*, p. 208-238.

Riley (H. P.), 1948. — Haploids and autopolyploids *in* Introduction to genetics and cytogenetics, John Willey et Sons édit., p. 433-455.

Schumann (K.), 1895. — Sterculiaceae in : Engler (A.) et Prantl (K.). Die natürlichen Pflanzenfamilien, III, *6*, p. 69-99.

Source : MNHN, Paris

SIMMONDS (M. W.), 1954. — Chromosomes behaviour in some Tropical Plants. *Heredity, 8,* p. 139-146.

SINNOT (E.), BAILEY (I.), 1914. — Investigation on the phylogeny of the Angiosperms. The origin and dispersal of the herbaceous Angiosperms. *Ann. Bot., 28,* p. 547-600.

SKOVSTED (A.), 1935. — Chromosome numbers in the Malvaceae. I. *Journ. of genet., 31,* p. 263-296.

STEBBINS (G. L. Jr), 1947. — Types of polyploïds : their classification and significance. *Adv. in genetics, 1,* p. 043-429.

——, 1950. — Variation and evolution in plants. Oxford University Press édit.

SUGIURA (T.), 1936. — A list of chromosome numbers in angiopermous plants. II. *Proceed. imp. Acad. Jap., 13,* p. 144.

TAKHTAJAN (A.), 1959. — Die Evolution der Angiospermen. G. Fischer édit., Iéna, p. 1-344.

VAN TIEGHEM (P.), 1898. — Éléments de botanique. II. Botanique spéciale, 3e édit., Masson et Cie édit., Paris, p. 1-612.

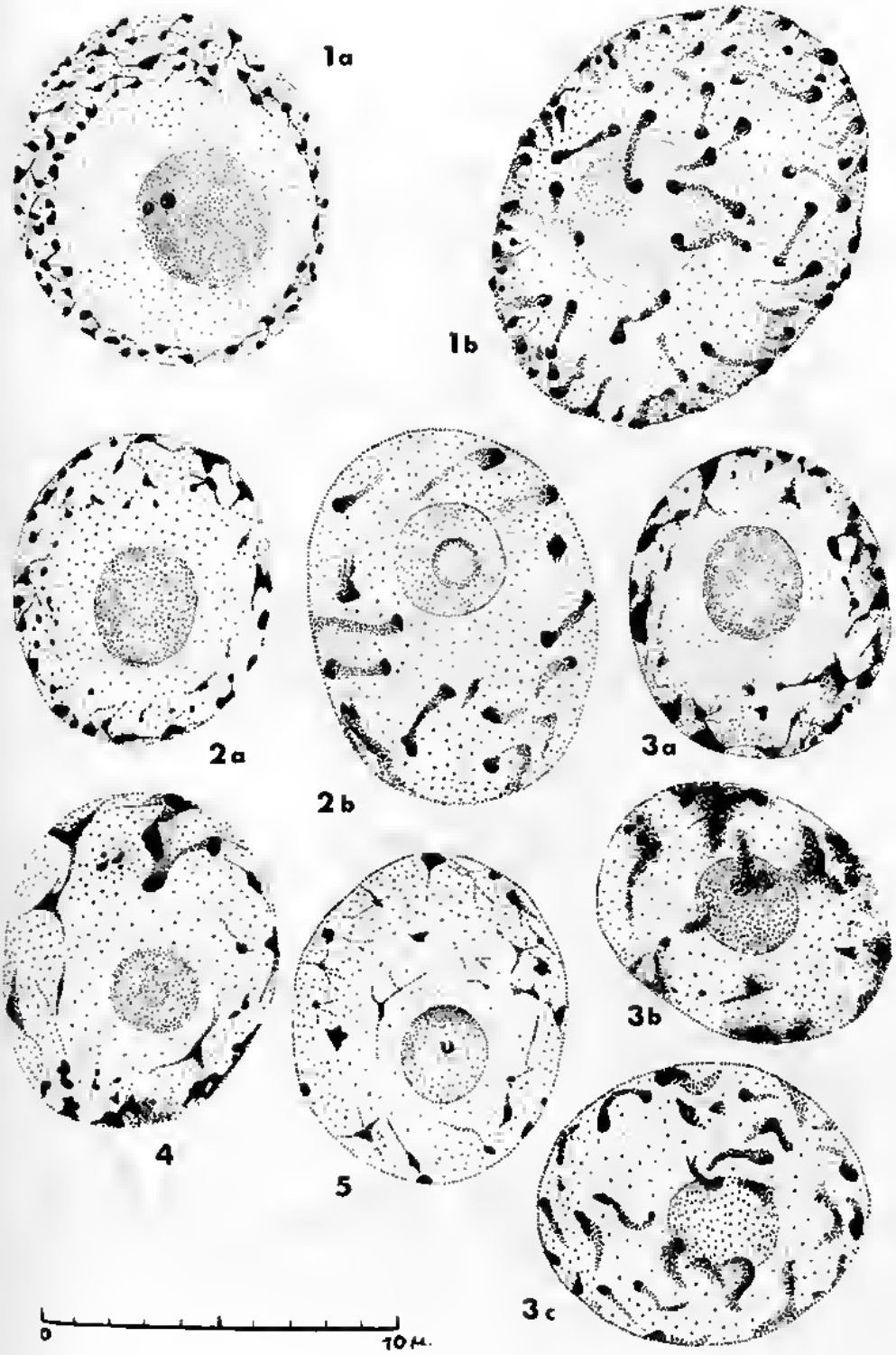
YOUGMAN (W.), 1931. — Studies in the Cytology of the Hibisceae II, *Ann. Bot., London, 45,* p. 49-72.

Source : MNHN, Paris

Planche I

1. *Dombeya dregeana* : 1*a*. Noyau interphasique, 1*b*. Noyau prophasique; 2. *Hermannia candicans* : 2*a*. Noyau interphasique, 2*b*. Noyau prophasique; 3. *Sterculia lurida* : 3*a*. Noyau interphasique, 3*b*. Début de prophase, 3*c*. Fin de prophase; 4. *Rulingia parviflora* : noyau quiescent; 5. *Heritiera littoralis* : noyau interphasique.

Source : MNHN, Paris



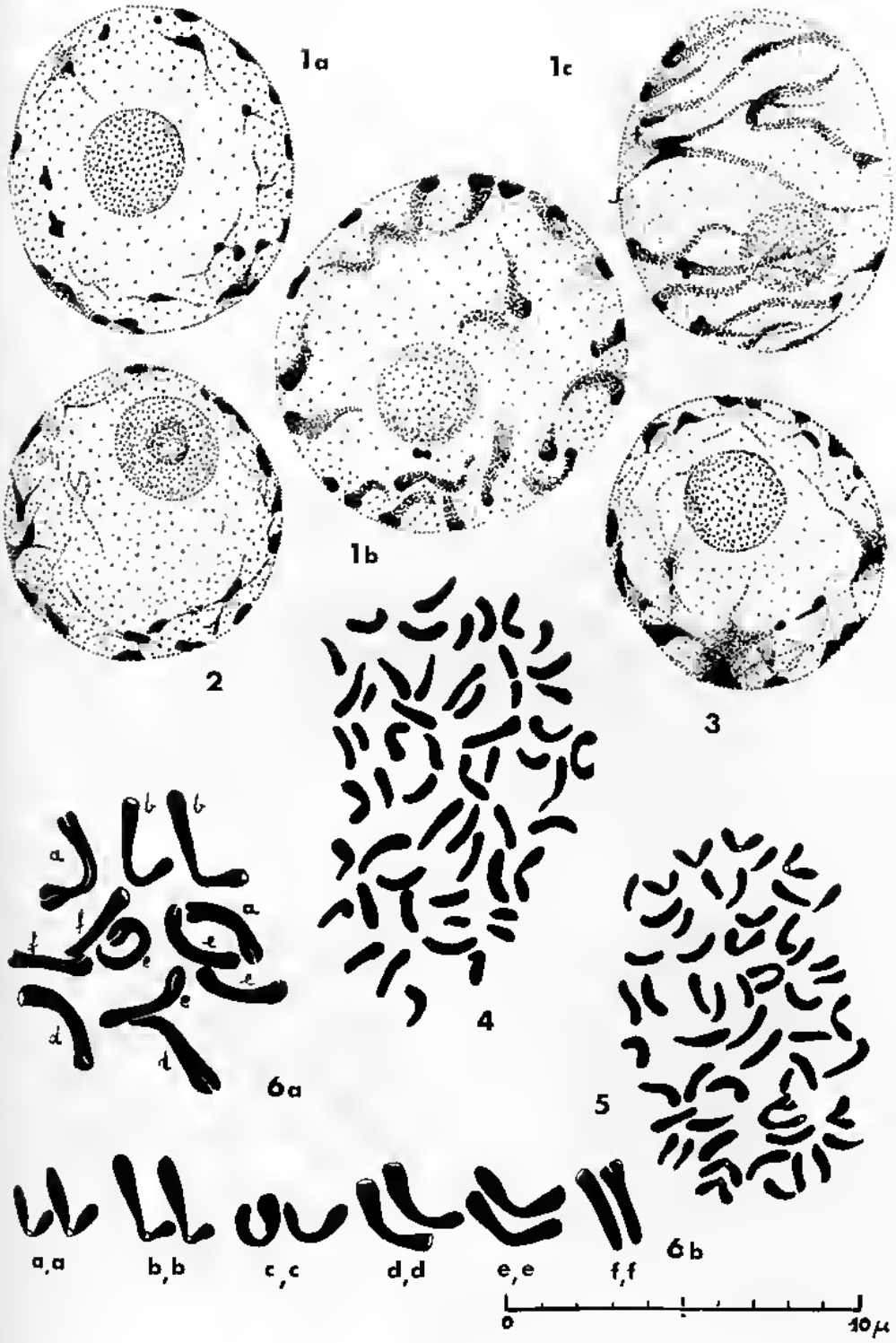
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Planche II

1. *Pterospermum suberifolium* : 1*a*. Noyau interphasique, 1*b*. Début de prophase, 1*c* Fin de prophase; 2. *Brachychiton acerifolium* : noyau interphasique; 3. *Cola verticillata* : noyau interphasique; 4. *Dombeya dregeana* : plaque équatoriale; 5. *Dombeya natalensis* : plaque équatoriale; 6. *Hermannia candicans* : 6*a*. Plaque équatoriale; 6*b*. Caryogramme.

Source : MNHN, Paris



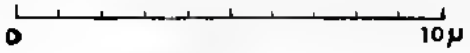
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III. — Plaques équatoriales

1. *Pterospermum suberifolium* ; 2. *Pterospermum acerifolium* ; 3. *Sterculia lurida* ; 4. *Sterculia discolor* ; 5. *Cola verticillata* ; 6. *Cola heterophylla*.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

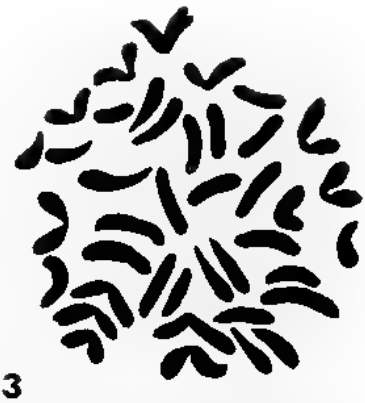
Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV. — Plaques équatoriales

1. *Cola acuminata*; 2. *Cola nitida*; 3. *Heritiera littoralis*; 4. *Brachychiton acerifolium*; 5. *Brachychiton discolor*.

Source : MNHN, Paris

1

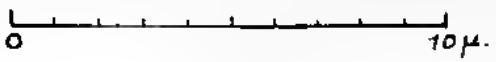


3

2

4

5



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

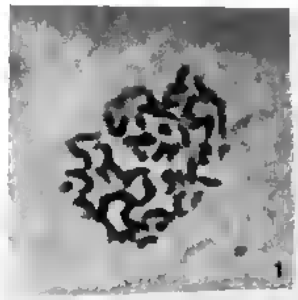
8 564022 6

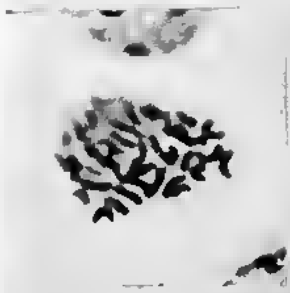
Source : MNHN, Paris

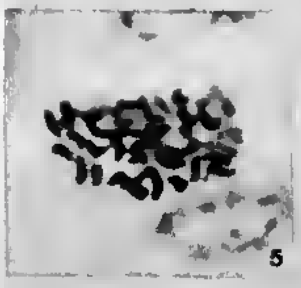
PLANCHE V. — Photographies de plaques métaphasiques

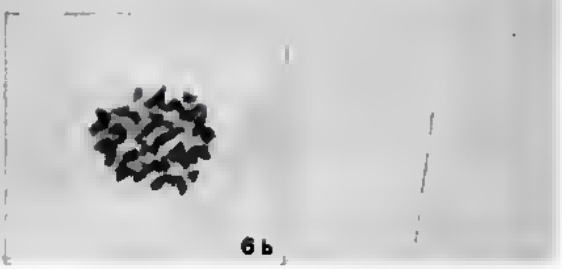
1. *Dombeya dregeana*; 2. *Hermannia candicans*; 3. *Sterculia lurida*; 4. *Brachychiton discolor*; 5. *Brachychiton acerifolium*; 6a. *Cola heterophylla*; 6b. *Cola heterophylla*.

Source : MNHN, Paris









BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE CARYO-TAXINOMIQUE DES MYRSINACÉES ET DES THÉOPHRASTACÉES

par

P. FAURE

(avec les planches VI à VIII)

Jusqu'à ce jour, l'étude caryologique des Myrsinacées et des Théophrastacées s'est limitée à quelques dénombrements chromosomiques. Or on rencontre à propos de ces familles des problèmes de classification susceptibles d'être éclairés par une étude caryologique plus approfondie et des dénombrements chromosomiques plus nombreux. En effet, un aperçu sur l'historique des recherches fait apparaître que certains auteurs réunissent les Myrsinacées et les Théophrastacées en une seule famille, tandis que d'autres y voient deux familles distinctes. En outre, le genre *Aegiceras* pose, à l'intérieur des Myrsinacées, un problème particulier, les uns rapprochant ce genre de la tribu des Ardisiées, les autres le considérant comme formant à lui seul une famille indépendante : les Aegicératacées.

Avant d'aborder cette étude, nous définirons les caractères généraux des deux familles. Les Myrsinacées groupent 32 genres rassemblant 1 000 espèces, la plupart intertropicales, réparties géographiquement à l'intérieur d'une zone limitée au nord par le Japon, le Mexique et la Floride, au sud par la Nouvelle-Zélande et l'Afrique du Sud. Ce sont, soit des arbres, soit des arbustes à feuilles alternes, simples, persistantes et stipulées. Leurs fleurs sont hermaphrodites ou unisexuées, actinomorphes; l'ovaire est supère ou à demi-infère (*Maesa*). Les fruits sont des drupes.

Les Théophrastacées comprennent quatre genres et soixante espèces toutes ligneuses (arbres ou arbustes), qui se rencontrent exclusivement sur le continent américain. comme nous l'indiquons ci-dessus, les Théophrastacées ont parfois été rattachées à la famille des Myrsinacées, dont elles diffèrent, cependant, par quelques caractères anatomiques : il n'existe pas de canaux résineux, les fruits sont des baies, elles possèdent des cellules sclérenchymateuses sous l'épiderme des feuilles et des staminodes, la couleur des graines est aussi différente.

*
* *

Source : MNHN, Paris

De Candolle (1844), admet, dans son Traité sur les Myrsinacées, trois familles : Myrsinacées, Théophrastacées, Aegicératacées, qu'il rapproche des Primulacées et des Lentibulariées.

Pax (1897, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*) groupe les Myrsinacées et les Théophrastacées en une même famille qu'il rattache étroitement aux Primulacées et aux Sapotacées.

Mez (1902, *Das Pflanzenreich*) distingue les deux familles étudiées ici et les rapproche des Primulacées. Il place d'autre part le genre *Aegiceras* dans une tribu des Myrsinacées.

Hallier (1905), reconnaît trois familles dans l'ordre des Primulales : Primulacées, Théophrastacées et Myrsinacées. Il considère que les Myrsinacées sont plus évoluées que les Théophrastacées et se rapprochent des Primulacées par les Cyclaminées. Cet auteur lie Primulales et Ericales qu'il fait dériver des Guttales.

Wettstein (1935) considère que les Myrsinacées sont plus évoluées que les Primulacées (Dioïsme fréquent, ovaire à demi-infère des *Maesa* et polyembryonie des *Ardisia*). Il rattache aussi les Primulales aux Ericales.

Hutchinson (1959) place les Myrsinacées dans l'ordres des Myrsinales, comprenant : Myrsinacées, Théophrastacées, Aegicératacées, et rejette l'opinion de la majorité des auteurs, selon laquelle la famille est liée aux Primulacées.

Takhtajan (1959), tout en admettant lui aussi la nécessité d'isoler les *Aegiceras* dans une famille propre, refuse la coupure proposée par Hutchinson et groupe dans l'ordre des Primulales, les Myrsinacées, les Aegicératacées, les Théophrastacées et les Primulacées.

Lawrence (1955) dans *Taxonomy of vascular plants*, puis Melchior (1964), dans la 12e édition du *Syllabus der Pflanzenfamilien*, groupent, dans l'ordre des Primulales, les Primulacées, les Théophrastacées, et les Myrsinacées.

Nous adopterons dans cette étude la classification de Mez modifiée par Melchior :

Théophrastacées :

Clavija, *Deherainia*, *Jacquinia*, *Theophrasta*.

Myrsinacées :

1. Sous-famille des Myrsinoidées :

— Tribu des Ardisiées (*Ardisia*, *Icacorea*).

— Tribu des Myrsinées (*Myrsine*, *Rapanea*, *Embelia*, *Stylogine*, *Geissanthus*, *Cybianthus*, *Oncostemon*).

2. Sous-famille des Maesoïdées (*Maesa*).

3. Sous-famille des Aegicératoidées (*Aegiceras*).

RECHERCHES PERSONNELLES

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Pour ce travail, nous avons utilisé des plantes cultivées dans les Serres du Muséum sur lesquelles nous avons prélevé des racines et, dans quelques cas, de jeunes boutons floraux. Cependant nous nous sommes procuré des racines de l'*Aegiceras corniculatum* dans les Serres du Nouveau Jardin Botanique de Munich. Les méristèmes radiculaires ont été fixés au moyen du liquide de Nawashin modifié par Karpechenko.

Source : MNHN, Paris

Les différentes espèces étudiées sont les suivantes :

Espèces	Origine géographique
MYRSINACÉES :	
Myrsynoidées :	
Ardisiées :	
Ardisia polycephala Wallich.	Birmanie.
Ardisia sanguinolenta Wallich.	Birmanie.
Ardisia guadalupensis Duchass.	Ile Dominique.
Ardisia japonica Blume.	Chine, Japon.
Ardisia Cadierei Guillaumin.	Cochinchine.
Icacorea paniculata Sudworth.	Floride.
Myrsinées :	
Myrsine africana L.	Afrique du Sud, Chine.
Maesoidées :	
Maesa argentea Wallich.	Himalaya.
Maesa lanceolata Forsk.	Madagascar, Afrique du Sud.
Aegicératoidées :	
Aegiceras corniculatum (L.) Beco.	Côtes Indopacifiques, Nord-est de l'Australie.
THÉOPHRASTACÉES :	
Clavija cauliflora Regel.	Colombie.
Clavija spinosa Vell.	Brésil.
Deherainia smaragdina Decne.	Mexique.
Jacquinia aurantiaca Bert.	Mexique, Antilles.

Après inclusion dans la paraffine, les racines et les boutons floraux ont été coupés transversalement et longitudinalement à 6,6 μ. Les coupes ont été colorées selon la méthode de Feulgen. Pour les espèces ayant de nombreux chromosomes, la technique des écrasements après coloration *in toto* n'a pas donné de résultats satisfaisants; en effet, seules les cellules sont écrasées et les chromosomes restent groupés en une masse peu lisible.

L'étude de la méiose dans les boutons floraux de l'*Ardisia guadalupensis* nous a permis d'observer quelques figures, le stade synisézis en particulier. Nous avons d'autre part trouvé des plaques métaphasiques et des tétrades conduisant à la formation des grains de pollen. Ainsi les phénomènes méiotiques de cette espèce semblent se dérouler normalement.

DESCRIPTION DES PHÉNOMÈNES CARYOLOGIQUES

1. La mitose chez les Myrsinacées.

Les phases de la mitose se déroulent suivant des processus analogues dans toutes les espèces étudiées, de même, la structure nucléaire est pour elle très homogène : le seul type caryologique rencontré est caractérisé par un réticulum et par la présence de chromocentres déterminant la structure semi-réticulée chromocentrique si l'on se réfère à la classification des noyaux végétaux proposée par C. DELAY (1946-1948).

Pour l'étude de la mitose, nous avons adopté l'ordre des stades proposé par HAMEL (1953) qui distingue les phases pendant lesquelles on peut observer les chromo-

Source : MNHN, Paris

somes (métaphase, anaphase), et d'autre part, celles au cours desquelles on distingue la membrane nucléaire, le nucléole et la chromatine sous la forme d'un réticulum et de chromocentres (interphase, prophase, télophase).

PHASES CHROMOSOMIQUES

A. Métaphase.

Les chromosomes se placent sensiblement dans un même plan et dessinent, en vue latérale, une bande étroite. Cependant, lorsque les chromosomes sont très nombreux, chez les *Ardisia Cadierei*, *A. japonica*, *A. sanguinolenta*, ils ne disposent pas d'une surface suffisamment grande et se mettent dans plusieurs plans, ce qui rend leur étude plus difficile. Pourtant les dénombrements chromosomiques ont pu être établis d'après des plaques métaphasiques somatiques. Pour chaque espèce, nous avons pu apparier les chromosomes en fonction de leur forme et de leur longueur.

Pour exposer ces résultats, nous suivrons l'ordre systèmatique.

A. SOUS-FAMILLE DES MYRSINOIDÉES

a. Tribu des Ardisiées.

1. *Ardisia polycephala* (pl. VI, fig. *c*) :

Les chromosomes, au nombre de 48, forment une plaque métaphasique dont le diamètre peut atteindre 8 μ (1) dans les cellules de la région corticale radiculaire. L'épaisseur moyenne de ces chromosomes est de 0,3 μ. Ils sont de tailles différentes : les deux plus grands, en «V» hétérobrachiaux, ne dépassent pas 2 μ, les deux plus petits mesurent environ 0,8 μ et forment des bâtonnets incurvés. Cinq paires de chromosomes atteignent 1 μ : parmi celles-ci, il est possible de distinguer deux couples de chromosomes rectilignes et trois paires d'éléments faiblement incurvés. Les autres ont une dimension de 1,2 à 1,6 μ ; 20 chromosomes sont arqués et 14 autres sont en «V», dont 6 sont isobrachiaux, 6 hétérobrachiaux et 2 largement ouverts.

2. *Ardisia sanguinolenta* (Pl. VI, fig. *a*) :

L'étude des plaques métaphasiques a permis le dénombrement de 96 chromosomes dont l'épaisseur moyenne est de 0,3 μ. Le diamètre de ces plaques est d'environ 12 μ. Par suite de leur grand nombre, les chromosomes ne sont pas toujours situés dans un même plan, et seules quelques plaques très nettes ont permis d'identifier les paires de chromosomes : 7 d'entre elles atteignent 1 μ : 10 chromosomes sont en bâtonnets incurvés et 4 sont en forme de J. D'autre part, 60 chromosomes ont des longueurs comprises entre 1,2 et 1,8 μ et sont ainsi répartis : 8 sont des bâtonnets rectilignes, 30 ont une forme de croissant, 4 forment des crochets, 8 sont des «V» isobrachiaux et 10 des «V» hétérobrachiaux. Parmi les plus grands chromosomes, qui atteignent 2 μ, on distingue 4 chromosomes droits, 4 en «V» les 14 autres dessinant des «J».

3. *Ardisia japonica* (Pl. VI, fig. *g*) :

Chez cette espèce, nous avons dénombré $2n = 96$ chromosomes sur des plaques équatoriales mesurant 12 μ de diamètre. Les chromosomes, dont l'épaisseur est de 0,3 μ sont très serrés les uns contre les autres, ce qui rend leur dénombrement difficile. Quelques plaques mieux étalées nous ont permis de les répartir en 4 groupes :

— 16 chromosomes mesurent 1 μ : 6 sont en «V» et 10 en bâtonnets incurvés;
— 26 chromosomes atteignent 1,2 μ et sont plus ou moins rectilignes;

(1) Ces mesures n'ont pas un caractère absolu, en raison des erreurs liées à l'emploi du micromètre oculaire, mais indiquent un ordre de grandeur valable pour comparer les chromosomes d'un même équipement.

Source : MNHN, Paris

— 38 ont une taille légèrement supérieure : 1,6 μ. Douze dessinent des «V» isobrachiaux, 22 sont faiblement arqués; 4 présentent un aspect de crochet;

— 16 chromosomes ont une longueur de 2 μ : 8 d'entre eux sont en «V» ouvert, les 8 autres en «J».

4. *Ardisia Cadierei* (Pl. VI, fig. m) :

Les chromosomes de cette espèce étant très nombreux et très chromatiques, il nous a été difficile de les apparier. Nous avons pu cependant dénombrer $2n = 96$ chromosomes, disposés sur une surface de 12 μ de diamètre. Nous les avons répartis en quatre groupes d'après leur longueur relative :

— 1 μ : 18 chromosomes sont des bâtonnets plus ou moins incurvés;

— 1,2 μ : 26 chromosomes également en bâtonnets incurvés;

— 1,6 μ : 16 chromosomes dessinent des «V» symétriques, 24 chromosomes ont la forme de bâtonnets plus ou moins rectilignes;

— 2 μ : 6 chromosomes sont en crochets, tandis que les 6 autres ont l'aspect de «V» isobrachiaux.

5. *Icacorea paniculata* (Pl. VI, fig. *f*) :

Dans les cellules corticales de la racine, les 46 chromosomes se disposent dans la région équatoriale, formant des plaques métaphasiques de 8 μ de diamètre. La longueur des chromosomes varie de 1 à 2 μ, l'épaisseur moyenne étant de 0,3 μ. L'idiogramme a pu être établi comme suit :

— 3 paires de chromosomes sont des bâtonnets plus ou moins rectilignes mesurant 1 μ;

— 6 paires de chromosomes légèrement plus grands : parmi ceux-ci 10 sont arqués et 2 sont droits;

— 14 chromosomes en virgule et 14 autres en «J» dépassent 1,5 μ;

— Les deux plus grands sont rectilignes et ont 2 μ de longueur.

b. Tribu des Myrsinées.

Myrsine africana (Pl. VI, fig. *d*) :

Nous avons compté, chez cette espèce, $2n = 46$ chromosomes sur des plaques métaphasiques de 8 μ de diamètre. Dès le début de la métaphase, les chromosomes apparaissent dédoublés, si bien que leur épaisseur est de 0,6 μ. Ils ont surtout la forme de bâtonnets incurvés et de virgules; leurs dimensions se répartissent ainsi :

— 1 μ : 6 paires;
— 1,2 μ : 6 paires.
— 1,6 μ : 5 paires;
— 2 μ : 1 paire.

Cependant on remarque une paire de chromosomes en «V» isobrachiaux de 1 μ et 8 chromosomes en «J» mesurant 1,6 μ.

B. SOUS-FAMILLE DES MAESOIDÉES

1. *Maesa argentea* (Pl. VI, fig. *b*) :

Les 20 chromosomes se disposent sensiblement dans le même plan pour former des plaques métaphasiques de 6,5 μ de diamètre. Quatre chromosomes atteignent 1 μ; 2 sont des «V» isobrachiaux et 2 des bâtonnets arqués. Douze chromosomes dépassent 1,5 μ; 6 sont légèrement incurvés, 2 dessinent des «V» isobrachiaux et 4 sont en «J». Les quatre plus grands chromosomes n'atteignent pas 2 μ : deux dessinent des «U» et deux sont des bâtonnets rectilignes.

Source : MNHN, Paris

2. *Maesa lanceolata* (Pl. VI, fig. *e*) :

Chez cette espèce, nous avons compté 20 chromosomes de 0,3 μ d'épaisseur sur des plaques métaphasiques d'environ 8 μ de diamètre. On peut classer les chromosomes de la façon suivante :

— 3 μ : 2 chromosomes en «V» possèdent une constriction centromérique qui délimite les deux bras inégaux;

— 2 μ : 4 chromosomes en «V» présentent également, dans la région centromérique, un étranglement séparant les deux bras égaux; d'autre part, 2 chromosomes sont en bâtonnets incurvés;

— 1,6 μ : 4 chromosomes sont des «V» isobrachiaux tandis que 6 autres sont légèrement arqués;

— 0,8 μ : enfin, 2 chromosomes ont l'aspect de bâtonnets.

C. SOUS-FAMILLE DES AEGICÉRATOIDÉES

Aegiceras corniculatum (Pl. VI., fig. *l*).

Nous avons dénombré pour cette espèce 46 chromosomes somatiques qui se disposent sensiblement dans un même plan, formant des plaques métaphasiques occupant une surface d'environ 7 μ de diamètre. Ces chromosomes ont des dimensions voisines de 1 μ et affectent pour la plupart la forme de petits bâtonnets plus ou moins arqués; leur épaisseur est en moyenne de 0,4 μ. D'après leurs dimensions nous pouvons les répartir en quatre groupes :

— 0,6 μ : 8 chromosomes sont des petits bâtonnets plus ou moins rectilignes;
— 0,8 μ : 8 chromosomes sont eux aussi plus ou moins droits;
— 1 μ : 20 chromosomes sont très faiblement incurvés;
— 1,2 μ : 2 chromosomes sont en «V» isobrachiaux et 8 autres sont rectilignes.

B. Anaphase.

Les chromosomes étalés dans un même plan à la métaphase et maintenant dédoublés vont quitter la région équatoriale entraînés par leur centromère et se déplacer dans des plans perpendiculaires à celui de l'équateur, les bras de certains chromosomes en «V» étant parallèles aux fibres fusoriales. Le mouvement d'ascension se fait symétriquement de part et d'autre du plan équatorial. La coloration des chromosomes est intense et en fin d'anaphase les centromères se resserrent aux pôles, les chromosomes ont une disposition rayonnante et sont de dimensions inférieures à celles de la métaphase. Très rapidement ils deviennent indiscernables et forment aux deux pôles deux masses chromatiques symétriques en arc de cercle et de petite taille.

Il convient de signaler enfin que pendant l'anaphase, on peut observer plusieurs chromosomes retardataires, chez les espèces dont la garniture chromosomique est importante, les *Ardisia Cadierei*, *A. japonica*, *A. sanguinolenta* particulièrement.

PHASES NUCLÉAIRES

A. Télophase :

Chaque masse chromatique apparaît formée de points très serrés et très colorés après Feulgen. Ces points représentent les sections des chromosomes disposés dans plusieurs plans et contractés. Dans la région équatoriale se dépose la membrane cellulaire, alors que dans chaque cellule-fille une membrane nucléaire entoure les deux masses ovoïdes, formant ainsi les deux noyaux-fils. Les spires des chromonémas devenant plus lâches, les chromosomes évoluent vers un aspect filamenteux. Tandis que le volume du noyau augmente, ces filaments enchevêtrés forment un réseau de moins en moins serré, et l'on voit apparaître le nucléole. Sur les filaments subsistent des

Source : MNHN, Paris

zones plus épaisses et plus colorées représentant des fragments spiralisés qui constitueront les chromocentres, alors que les chromonémas déspiralisés forment un réseau : le réticulum du noyau interphasique. Le noyau est encore allongé parallélement à l'axe équatorial et n'a pas encore atteint les dimensions du noyau interphasique.

8. Interphase.

A ce stade, le noyau présente généralement un aspect sphérique dans la région corticale et son diamètre varie de 8 μ à 11 μ suivant les espèces (Pl. VII, fig. 1). Dans la caryolymphe, colorée en rose après la réaction de Feulgen (1) se distingue un réticulum aux mailles lâches. Ce réseau chromatique, qui n'est jamais rouge, est ponctué de chromocentres en nombre variable, mais toujours moins nombreux que les chromosomes. Leurs dimensions varient et certains chromocentres, formés par l'association de chromocentres plus petits, peuvent atteindre 0,8 μ; les autres ne dépassant pas 0,3 μ. Les nucléoles sont généralement sphériques et, dans certaines cellules, on peut remarquer deux nucléoles.

C. Noyau quiescent.

Dans la région de la coiffe et dans les zones éloignées du méristème où le tissu est différencié, le noyau télophasique évolue vers le stade quiescent (Pl. VII, fig. 5). Ce noyau présente peu de différence avec le noyau interphasique. Toutefois dans les tissus différenciés il est plus allongé, la caryolymphe est plus claire, le nucléole est plus petit, le réticulum plus marqué. Chez certaines espèces, les *Myrsine africana*, *Ardisia Cadierei*, l'enchylème du noyau quiescent de la région de la coiffe est très chromatique et parcouru par un réseau sur lequel apparaissent des plaques de chromatine mesurant parfois 1,2 μ.

D. Prophase.

Cette phase est la plus longue de la mitose, elle conduit à l'élaboration des chromosomes métaphasiques. Au début, les chromocentres deviennent plus nombreux et mesurent environ 0,4 μ. Le volume du noyau augmente, tandis que la caryolymphe s'éclaircit peu à peu. Pendant ces processus, les chromocentres prennent la forme d'éléments arqués représentant des fragments de chromatine spiralisée, reliés par un réticulum (Pl. VII, fig. 2). Donc la spiralisation se fait à partir des chromocentres. Puis elle devient plus intense, et on observe des bandes chromatiques d'aspect variable, ne présentant plus de contact entre elles et traversant l'espace nucléaire (Pl. VII, fig. 3). Ces filaments sont plus longs que les chromosomes et baignent dans un suc nucléaire incolore (Pl. VII, fig. 4). A ce stade, le diamètre du nucléole a augmenté. Après disparition de la membrane nucléaire et du nucléole, ces longs filaments deviennent plus courts et plus épais que les chromosomes métaphasiques, en raison d'un phénomène de contraction intense. Puis à la suite d'une légère décontraction ces filaments, devenus des chromosomes, se disposent dans le plan équatorial pour former la plaque métaphasique.

II. La mitose chez les Théophrastacées.

Chez les *Deherainia smaragdina* et *Jacquinia aurantiaca* les phénomènes mitotiques sont conformes aux processus précédemment décrits. Chez ces espèces, toutefois, le noyau interphasique, est peu chromatique et les chromocentres (environ une vingtaine) mesurent tous 0,2 μ. Seuls, les *Clavija cauliflora* et *C. spinosa*, présentent certaines particularités de leur mitose qu'il conviendra de décrire.

(1) Le réactif de Schiff colore en rouge les acides nucléiques qui composent les chromosomes. La coloration de l'enchylème serait l'indice de la présence de chromatine dans le nucléoplasme. Nous reviendrons sur ce problème dans la discussion de nos résultats.

Source : MNHN, Paris

I. PHASES CHROMOSOMIQUES

A. Métaphase.

Les chromosomes se disposent sensiblement dans un même plan; en vue latérale, ils forment une bande étroite de laquelle se détachent, chez les *Clavija*, les plus grands chromosomes. Les plaques équatoriales sont généralement bien lisibles.

1. *Clavija cauliflora* (Pl. VI, fig. *k*) :

Les 36 chromosomes dénombrés se placent sensiblement dans un même plan pour former des plaques métaphasiques de 6 à 7 μ de diamètre. On constate la présence de 2 grands chromosomes qui mesurent 2 μ de longueur et dont l'épaisseur est de 0,6 μ, car ces 2 chromosomes sont très nettement dédoublés à ce stade. D'autre part, ils sont remarquables par la présence d'un appendice qui fait d'abord songer à un satellite, car il est porté par un pédoncule relativement long. En fait, d'après le comportement de ces chromosomes en cours de l'anaphase, il s'agit d'un petit bras réduit à un « Köpfchen » et le centromètre non visible se situerait au niveau de l'étranglement qui sépare les deux bras. Les autres chromosomes ont des dimensions voisines de 1 μ, leur épaisseur étant en moyenne de 0,3 μ. Ils se répartissent de la manière suivante :

— 0,8 μ : 8 chromosomes en forme de haricots;
— 1 μ : 14 chromosomes sont des bâtonnets incurvés;
— 1,2 μ : 2 chromosomes sont rectilignes, 4 dessinent des «V» largement ouverts les 6 autres sont en «J».

2. *Clavija spinosa* (Pl. VI, fig. *j*) :

Le dénombrement chromosomique n'a pu être effectué de façon précise car nous n'avons trouvé qu'un petit nombre de plaques métaphasiques. Aussi avançons-nous avec quelques réserves le nombre de 36 chromosomes. Nous avons observé la présence de 4 chromosomes de 1,8 μ de longueur et dont l'épaisseur de 0,6 μ est très supérieure à l'épaisseur moyenne des autres chromosomes (0,3 μ). Deux de ces chromosomes sont aussi remarquables par la présence d'un « Köpfchen ». Les 32 autres ont des longueurs comprises entre 0,6 μ et 1,2 μ et l'on peut les répartir en 4 groupes :

— 0,6 μ : 4 chromosomes sont incurvés;
— 0,8 μ : 8 chromosomes sont des bâtonnets plus ou moins rectilignes;
— 1 μ : 2 chrosomomes sont des «V» isobrachiaux, alors que les 14 autres forment des bâtons légèrement arqués;
— 1,2 μ : 2 chromosomes sont rectilignes et 2 dessinent des «V» symétriques.

3. *Jacquinia aurantiaca* (Pl. VI, fig. *h*) :

Les 36 chromosomes qui constituent la garniture diploïde de cette espèce forment, dans le plan équatorial, des plaques somatiques de 6,4 μ de diamètre. L'épaisseur moyenne de ces chromosomes est de 0,2 μ. Ils peuvent être groupés de la manière suivante d'après leurs formes et leurs longueurs :

— 1,6 μ : 4 chromosomes en forme de canne;
— 1,2 μ : 2 chromosomes constituent des bâtons rectilignes, 2 dessinent des «V» largement ouverts, deux autres sont des crochets;
— 1 μ : 10 chromosomes sont de petits bâtons incurvés, 4 sont en «V» isobrachiaux, deux dessinent de petits crochets;
— 0,8 μ : 2 chromosomes sont des «V» symétriques, 8 ont la forme de bâtonnets faiblement incurvés.

Source : MNHN, Paris

4. *Deherainia smaragdina* (P. VI, fig. *i*) :

Nous avons dénombré chez cette espèce $2n = 26$ chromosomes sur des plaques équatoriales occupant une surface de 6,6 μ de diamètre. Ces chromosomes peuvent être répartis en quatre groupes, leur épaisseur est d'environ 0,3 μ :

— 1,6 μ : 4 chromosomes sont rectilignes, deux forment des «V» isobrachiaux, quatre autres dessinent des crochets;

— 1,2 μ : 4 chromosomes sont en «U» largement ouverts, 4 ont des formes de crochets;

— 1 μ : 2 chromosomes sont des «V» symétriques, les 12 autres forment des bâtonnets arqués;

— 0,8 μ : 4 chromosomes incurvés.

8. Anaphase.

L'ascension polaire se déroule symétriquement par rapport au plan équatorial. Toutefois, chez les *Clavija*, tandis que les chromosomes les plus petits se sont déjà contractés dans la région polaire, les deux chromosomes munis d'un « Köpfchen » apparaissent encore nettement, en raison de leur taille supérieure et de la position subterminale du centromère (Pl. VII, fig. 13). On pourrait également supposer que ces chromosomes sont retardataires. Dans un stade ultérieur, les chromosomes situés dans plusieurs plans forment une masse en arc de cercle, très chromatique et indéchiffrable.

PHASES NUCLÉAIRES

A. Télophase.

Seuls les phénomènes propres au genre *Clavija* sont présentés ici : après le dépôt d'une membrane nucléaire, le noyau est allongé parallèlement à l'équateur. Les chromosomes contractés se déspiralisent et font place à un réseau d'abord très serré, puis de plus en plus lâche (Pl. VII, fig. 10). Parallèlement à ces phénomènes, le volume du noyau augmente, tandis que l'intensité chromatique diminue. Les plus grands chromosomes se déspiralisent incomplètement pour former les plus grands chromocentres. En fin de télophase, le noyau a encore une forme ovoïde (7 μ de longueur).

B. Interphase.

Le noyau interphasique est généralement sphérique; son diamètre est de 7 μ tandis que celui du nucléole mesure 2,4 μ. L'enchylème coloré en rose après Feulgen est parcouru par un réseau lâche de chromatine sur lequel se détachent 2 ou 3 chromocentres de 1 μ; ces derniers ont parfois une forme allongée et peuvent, dans ce cas, mesurer 1,6 μ (Pl. VII, fig. 7). C'est donc que ces chromocentres représentent les plus grands chromosomes à déspiralisation incomplète. On peut aussi observer des chromocentres plus petits (environ 0,3 μ). La structure de ce noyau est donc semi-réticulée chromocentrique.

C. Noyau quiescent.

Dans la région de la coiffe il est plus petit que le noyau interphasique (diamètre 5 μ), mais plus chromatique. Au contraire, dans les régions éloignées du méristème, l'enchylème du noyau quiescent est moins coloré. Mais sur le réticulum apparaissent des chromocentres de 0,8 μ (Pl. VII, fig. 12).

D. Prophase.

Les chromosomes vont s'individualiser à partir de l'épaississement et du raccourcissement des filaments chromatiques. Les chromocentres deviennent plus nombreux et leur taille augmente (0,8 μ). Ils prennent des formes variables et sont reliés par un

Source : MNHN, Paris

réseau coloré (Pl. VII, fig. 8). Dés le début de la prophase, on observe deux bandes chromatiques atteignant 2 μ : ce sont les plus grands chromosomes dont la spiralisation est déjá achevée. Le diamétre du noyau atteint 8,8 μ alors que la caryolymphe est á peine visible. Des filaments sinueux et enchevêtrés occupent l'espace nucléaire, le nucléole étant trés volumineux (diamétre 3 μ). A ce stade, les deux plus grands chromosomes ont la forme qu'ils présentent lors de la métaphase et sont déjá dédoublés. Toutefois les Köpfchen ne sont pas encore visibles. La membrane et le nucléole ayant disparu, l'enchyléme est incolore. Les filaments chromatiques ont une taille supérieure à celle des chromosomes (Pl. VII, fig. 9), puis se rétractent; ils sont encore situés dans plusieurs plans (prémétaphase Pl. VII, fig. 10). Ils vont ensuite se disposer dans le plan équatorial et aprés une légére décontraction ils forment la plaque métaphasique.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

1. La structure nucléaire.

A. Myrsinacées.

Dans l'ensemble, nous avons contaté que chez les Myrsinacées la structure nucléaire est homogéne. Les noyaux possèdent un réticulum peu dense, faiblement coloré, et des chromocentres. Ce sont des noyaux disréticulés, suivant la définition qu'en donnent Poty et Hamel et sont assimilables à des noyaux semi-réticulés chromocentriques, tels que les décrit C. Delay. Cet auteur remarque « la grande fréquence de noyaux peu chromatiques aréticulés et semi-réticulés chez les Dicotylédones arborescentes » et estime que 73 % des noyaux des plantes ligneuses sont pauvres en chromatine. La structure nucléaire des Myrsinacées confirme cette hypothèse.

a. Le réticulum.

Il est généralement bien net, rose foncé, après la réaction de Feulgen et, dans l'ensemble, visible dans tout le noyau, car il se distingue de l'enchyléme rose pâle. Chez certaines espèces toutefois, les *Ardisia Cadierei*, *A. sanguinolenta*, *A. japonica*, la caryolymphe est plus chromatique que chez les autres. Le réticulum correspond á des fragments de chromonémas dont la déspiralisation est inachevée et dont les spires sont lâches.

D'autre part, après la réaction de Feulgen, l'enchylème des noyaux interphasiques est coloré en rose pâle. Cette chromaticité diminue au cours de la prophase, tandis que les chromosomes se constituent. Comme la chromatine ne semble pas devoir être combinée à l'enchylème car elle est habituellement structurée sous la forme d'un réseau ou de chromocentres, nous pouvons supposer qu'il existe un réseau dont les éléments sont si fins qu'ils ne sont plus visibles au microscope optique. Donc chez les Myrsinacées, comme dans beaucoup d'autres familles, le réticulum est composé de fragments de chromatine dont la déspiralisation est plus ou moins complète.

b. Les chromocentres.

Leurs formes et leurs dimensions varient suivant les espèces (0,2 μ á 0,8 μ). On peut remarquer que les plus grands sont composés de l'association de chromocentres plus petits, chez les *Ardisia sanguinolenta*, *A. Cadierei*, *A. japonica* et *l'Aegiceras corniculatum*. Chez la plupart des Ardisiées et des Myrsinées, ils sont moins nombreux que les chromosomes, mais parfois, dans certains cas, assez volumineux; on a lá des noyaux disréticulés du type B. Au contraire, chez les Maesidées, on compte pratiquement autant de chromocentres que de chromosomes; ces noyaux disréticulés sont alors du type C.

D'après Hamel (1953), les chromocentres représentent des fragments des chromonémas non déspiralisés, dont les spires sont relativement serrées. Lorsque les chro-

Source : MNHN, Paris

mocentres sont en plus petit nombre que les chromosomes, cet auteur admet qu'il s'agit des chromonémas des chromosomes les plus longs qui n'ont pu poursuivre leur déspiralisation. Si nous confrontons nos résultats avec cette hypothèse nous remarquons, en effet, que les dimensions des chromosomes de ces espèces sont de l'ordre de 0,8 μ à 2 μ. Pour l'*Ardisia polycephala* nous avons dénombré environ quarante chromocentres, et nous retrouvons le même nombre de chromosomes mesurant de 1,2 μ à 1,6 μ. Ces chromocentres semblent donc correspondre aux chromonémas des plus longs chromosomes. Mais chez les espéces à garniture chromosomique importante, ces résultats sont plus difficiles á vérifier car les chromocentres forment des chromocentres collectifs. Nous pouvons, en effet, observer chez ces derniers une lumiére centrale, et dés le début de la prophase ces chromocentres se fragmentent pour former des corpuscules plus petits et de même dimension que les autres. D'après C. Delay ces chromocentres correspondraient « aux régions proximales des chromosomes qui subissent une désintégration ménagée, les chromonémas se déspiralisent mais restent assez épais et bien colorables, ils s'agglomérent ensuite pour former des amas ». Dans le cas des Ardisiées, ces chromocentres semblent plutôt correspondre á ces chromosomes qui auraient une grande affinité et resteraient groupés en télophase. Ensuite, incomplétement déspiralisés, ils formeraient des chromocentres collectifs.

c. *La chromaticité.*

On remarque, d'une maniére générale, que les noyaux interphasiques de cette famille sont trés chromatiques, en particulier dans les tribus des Ardisiées et des Myrsinées qui ont une garniture diploïde assez importante. Au contraire, les noyaux des Maesidées, qui ont $2n = 20$ chromosomes, sont faiblement colorés aprés la réaction de Feulgen. La chromaticité du noyau interphasique semble liée au nombre de chromosomes qui caractérise l'espéce envisagée, le volume du noyau étant sensiblement le même.

d. *Le noyau quiescent.*

Il diffère peu du noyau interphasique. Il est plus volumineux, mais le diamétre du nucléole est inférieur á celui du nucléole interphasique. Souvent les chromocentres prennent la forme arquée qu'ils affectent en début de prophase, mais le réticulum demeure bien net tandis que la caryolymphe est claire. Le noyau quiescent présente l'aspect d'un noyau en début de prophase (forme des chromocentres, caryolymphe peu colorée). Il semble donc qu'aprés un stade interphasique, ce noyau entame un nouveau cycle mitotique qui est très rapidement bloqué, peut-être par des facteurs externes, car les noyaux quiescents que nous avons observés se situent dans les tissus différenciés. Dans la région de la coiffe, on constate que les noyaux ont un diamétre réduit (4 à 5 μ) et que leur caryolymphe est vivement colorée en rose aprés la réaction de Feulgen. Dans cet enchylème, se remarquent des amas de chromatine atteignant 1,6 μ, en particulier chez les *Ardisia Cadierei* et *Myrsine africana*. Ce phénoméne est peut-être dû au fait que le réseau est réparti dans un petit volume, ce qui expliquerait la coloration plus intense.

Ainsi, chez les Myrsinacées le noyau interphasique entre dans une nouvelle phase mitotique alors que la catachromase des chromonémas n'est pas totalement achevée.

B. Théophrastacées.

L'étude de quatre espèces de Théophrastacées montre que, chez ces plantes, les noyaux interphasiques possèdent une structure semi-réticulée chromocentrique. Chez le *Deherainia smaragdina* et le *Hacquinia aurantica*, le réseau est à mailles assez fines, parsemées de chromocentres généralement petits et de même dimension

Source : MNHN, Paris

(0,3 μ). Au contraire, le réticulum nucléaire des *Clavija* est plus lâche et l'on peut remarquer plusieurs chromocentres de 0,8 μ représentant les fragments non déspiralisés des chromonémas appartenant aux chromosomes munis de Köpfchen.

La chromaticité des noyaux interphasiques est variable. L'enchylème des noyaux des *Jacquinia* et *Deherainia* est légèrement plus teinté que celui des deux *Clavija*. Or l'hypothèse selon laquelle la chromaticité du noyau dépend du nombre chromosomique est à écarter ici, car nous avons dénombré, pour toutes ces espèces, $2n = 36$ chromosomes. Toutefois, chez les *Deherainia* et *Jacquinia*, le réseau est plus dense, ce qui permet d'expliquer peut-être cette différence de coloration.

Chez les *Clavija*, le noyau quiescent de la région de la coiffe présente deux masses de chromatine dont la longueur peut atteindre 1,6 μ et constituées probablement par les chromonémas des grands chromosomes à « Köpfchen », dont la déspiralisation est très incomplète. D'autre part l'enchylème de ces noyaux paraît nettement rosé après le réactif de Schiff.

2. Les caractères chromosomiques et leurs rapports avec la structure nucléaire.

A. Myrsinacées.

Les chromosomes des Myrsinacées peuvent être classés dans la catégorie des chromosomes courts puisque leurs dimensions sont comprises entre 0,8 et 3 μ. D'après C. Delay : « les noyaux euréticulés et réticulés correspondent à des chromosomes longs, tandis que les noyaux semi-réticulés et aréticulés se trouvent chez les espèces à chromosomes courts ». L'étude des Myrsinacées confirme ce résultat.

Si on fait la moyenne de leur longueur, on trouve que les chromosomes des Maesidées sont légèrement plus grands (1,7 μ) que ceux des Ardisiées (1,5 μ), des Myrsinées (1,3 μ) et des Aegicératoidées (0,9 μ). On peut donner de ce phénomène l'explication suivante : on observe, chez les *Maesa*, des chromosomes atteignant 3 μ, alors que chez les autres espèces les plus grands chromosomes ne mesurent que 1,6 μ ou 2 μ. Leur épaisseur est en moyenne de 0,3 μ, sauf chez les Myrsinées où les chromosomes sont dédoublés dès le début de la métaphase, ce qui explique leur épaisseur de 0,6 μ. Leurs formes sont variées ; on observe des bâtonnets plus ou moins rectilignes, des virgules, des «V» isobrachiaux ou hétérobrachiaux, des crochets.

Le diamètre des plaques métaphasiques est sensiblement constant : 8 μ, sauf chez les espèces à chromosomes nombreux (*Ardisia japonica*, A. *Cadierei*, A. *guadalupensis*) où ils se disposent sur une surface de 12 μ de diamètre.

B. Théophrastacées.

Les chromosomes de cette famille sont aussi à ranger parmi les chromosomes courts (leurs dimensions sont comprises entre 0,8 μ et 2 μ). La moyenne de leurs longueurs donne 1 μ pour les *Clavija* et *Jacquinia*, alors que pour le *Deherainia smaragdina* on obtient 1,5 μ. Leur épaisseur est en moyenne de 0,3 μ. Il faut mettre à part les deux *Clavija* où l'on constate la présence de deux chromosomes plus épais (0,6 μ) car, dès la prémétaphase, ils sont dédoublés. Ces mêmes chromosomes ont une longueur supérieure à la moyenne et présentent des appendices punctiformes. Or ces *Clavija spinosa* et *C. cauliflora* sont dioïques. D'après leur comportement particulier (retard à l'anaphase, déspiralisation incomplète) nous pouvons peut-être supposer que ces deux chromosomes représentent des chromosomes sexuels. Malheureusement nous n'avons pu observer les fleurs de ces plantes et donc en connaître le sexe. De par leur structure nucléaire et la taille de leurs chromosomes, les Myrsinacées et les Théophrastacées présentent donc certaines analogies.

Source : MNHN, Paris

3. La mitose.

A. Myrsinacées.

Comme nous l'avons établi, elle se déroule selon un processus identique. Bien qu'il s'agisse d'un phénomène continu, on peut reconnaître dans la prophase de toutes les espèces étudiées trois figures caractéristiques : les chromocentres arqués sont reliés d'abord par un réticulum, puis des filaments plus ou moins contournés serpentent dans tout le volume nucléaire, enfin, les filaments devenus plus épais et légèrement contractés paraissent plus courts que les chromosomes métaphasiques. Lors de la métaphase les chromosomes se mettent sensiblement dans un même plan, sauf chez les espèces à garniture chromosomique importante où les chromosomes ne paraissent pas disposer d'une surface suffisante. Ils se placent alors dans des plans très voisins, fait qui rend leur dénombrement plus malaisé. Chez ces espèces, les *Ardisia Cadierei*, *A. sanguinolenta*, *A. japonica*, l'ascension anaphasique n'est pas synchronisée comme le prouvent les groupes de chromosomes retardataires. Il semble que cette absence de synchronisme soit due au nombre élevé de chromosomes; certains d'entre eux, présentant une tendance à se grouper plus particulièrement, amorcent leur ascension anaphasique avant les autres. Dans l'ensemble, les plaques métaphasiques sont assez nombreuses, l'activité mitotique paraît importante, en particulier chez les Ardisiées.

B. Théophrastacées.

Chez les représentants des genres *Deherainia* et *Jacquinia*, la mitose se déroule selon les mêmes processus que ceux qui viennent d'être décrits. Ces phénomènes ont fait l'objet de quelques remarques concernant les deux *Clavija*. Ces deux espèces possèdent deux chromosomes à « Köpfchen » qui semblent retardataires à l'anaphase. Dans ce cas, le nombre élevé de chromosomes n'intervient nullement car nous avons dénombré $2n = 36$. C'est à la structure de ces chromosomes que semble lié ce décalage dans l'ascension polaire. En effet, alors que les autres sont déjà rassemblés aux pôles, ils ont encore la structure qu'ils présentent lors de la métaphase.

Nous avons pu fixer des racines de juillet à avril. L'activité mitotique est réduite l'hiver et les plaques métaphasiques trouvées dans les racines fixées pendant cette période sont difficiles à déchiffrer car les chromosomes sont tassés les uns contre les autres. L'état de la chromatine semble donc dépendre de la date de fixation, ce qui nous amènerait à penser que les facteurs externes ont une influence sur la structure des chromosomes.

L'étude comparative de la structure nucléaire et de la mitose chez les Myrsinacées et les Théophrastacées permet de conclure à de nombreuses ressemblances. Ainsi est-on conduit à admettre que ces deux familles sont très voisines et deux hypothèses peuvent être envisagées : soit qu'elles dérivent d'un ancêtre commun à partir duquel elles ont évolué parallèlement, soit que ces deux familles présentent simplement des caractères de convergence. Il conviendra de revenir sur ce problème.

4. Liste des nombres chromosomiques.

	n	$2n$	
Myrsinacées :			
Myrsinoidées :			
Ardisiées.			
Ardisia crenata Roxb. (= *A. crispa* A. DC.)	23		Dahlgren (1915).
A. crenata Roxb.		46	Sugiura (1936).
		24	Lacour (1945).

Source : MNHN, Paris

	n	*2n*	
A. polycephala Wallich.		48	Faure (1966).
A. squamulosa Presl.		48	Chuang *et al.* (1963).
A. Sieboldii Miq.		48	Chuang *et al.* (1963).
A. japonica Blume		96	Faure (1966).
A. sanguinolenta Duchass.		96	Faure (1966).
A. Cadierei Guillaumin		96	Faure (1966).
Icacorea paniculata Sudworth.		46	Faure (1966).
Myrsinées :			
Myrsine Seguinii Léveillé		46	Chuang *et al.* (1963).
M. africana L.		46	Faure (1966).
Rapanea sp.		24	Borgmann (1964).
Maesoidées :			
Maesa perrottetiana A. DC.	10		Gajapathy (1962).
M. argentea Wallich.		20	Faure (1966).
M. lanceolata Forsk.		20	Faure (1966).
Aegiceratoidées :			
Aeciceras corniculatum (L.)Beco.		46	Faure (1966).
Théophrastacées :			
Clavija sp.		36	S. et. G. Mangenot (1962).
C. cauliflora Regel		36	Faure (1966).
C. spinosa Vell		36	Faure (1966).
Jacquinia aurantiaca Bert.		36	Faure (1966).
Deherainia smaragdina Decne.		36	Faure (1966).

5. Essai de classification caryo-taxinomique des Myrsinacées et des Théophrastacées.

Les données caryologiques qui viennent d'être rassemblées permettent-elles de répondre aux questions posées au début de ce travail ? C'est ce que nous allons tenter de faire en les confrontant aux caractères morphologiques et anatomiques déterminés par les taxinomistes, à ceux que fournit la palynologie. Déjà, nous pouvons affirmer, d'après la structure nucléaire et d'après l'évolution mitotique, que les Myrsinacées et les Théophrastacées constituent des familles voisines. En est-il de même d'après les caractères des chromosomes? Il convient de rechercher d'abord à travers les nombres chromosomiques observés quels doivent être les nombres de base, puis de trouver s'il peut exister entre eux des relations simples, enfin, à l'aide de celles-ci, comment les différents genres ont pu évoluer, comment les familles se sont différenciées et qu'elles peuvent être leurs affinités avec les familles dont on les rapproche habituellement.

Passons d'abord en revue les nombres chromosomiques en suivant l'ordre systématique.

A. MYRSINACÉES

a. Sous-famille des Myrsinoidées.

1. *Tribu des Ardisiées* :

Nous avons étudié cinq espèces du genre *Ardisia*, ce qui est peu, eu égard à l'importance d'un genre qui groupe 250 espèces. Nous avons compté $2n = 48$ chromosomes pour l'*Ardisia polycephala*. Ce résultat concorde avec celui de Kwan, Chuang, Chao et Hu qui établissent ce nombre pour deux espèces : les *A. sieboldii* et *A. squamulosa*,

Source : MNHN, Paris

et celui de LACOUR qui trouve, pour l'*A. crenata*, $2n = 24$ et admet pour nombre de base $x = 12$. D'après nos résultats nous aurions aussi pour base $x = 6$ ou $x = 12$. Dans une étude consacrée à la flore tropicale S. et G. MANGENOT distinguent les nombres de base d'origine (2, 3, 4, 5, 6...) et les nombres de base dérivés (10, 11, 12...) Si nous admettons pour nombre de base $x = 6$, l'*Ardisia polycephala* est un octoploïde, mais le problème de la polyploïdie sera abordé ci-dessous.

Nous avons d'autre part compté, chez l'*Icacorea paniculata*, une autre Ardisiée, 46 chromosomes somatiques, retrouvant ici le nombre de base $x = 23$ (et non $x = 13$ comme l'indiquent DARLINGTON ET WYLIE) proposé par SUGIURA, qui confirmait ainsi les travaux de DAHLGREN sur l'*Ardisia crenata*. Pour cette espèce, le nombre de base est très contesté puisque LACOUR propose $x = 12$ et SUGIURA $x = 23$. Ce nombre de base, $x = 23$, est un nombre dérivé. On peut envisager qu'à partir d'un type primitif, deux lignées d'Ardisiées se sont séparées : une série qui admet pour nombre de base $x = 23$, nombre qui pourrait peut-être provenir de la perte de deux chromosomes lors d'une méiose anormale chez une plante à $2n = 48$ et nous aurions alors une disomie; une seconde lignée ayant pour nombre de base $x = 12$. On peut aussi remarquer que les espèces étudiées sont réparties géographiquement dans l'est asiatique (Japon, Birmanie, Chine, Cambodge) alors que l'*Icacorea paniculata* se trouve en Floride. D'autre part, on observe que ses fleurs évoluent vers la tétramérie, alors que les autres plantes ont des fleurs pentamères. Ce phénomène confirmerait, pour cet *Icacorea*, une évolution différente de celle des autres Ardisiées.

Nous avons également dénombré $2n = 96$ chromosomes chez les *Ardisia Cadierei* *A. sanguinolenta* et *A. japonica*. Nous retrouvons ici le nombre de base $x = 6$ ou $x = 12$. Si nous admettons pour base $x = 6$, nous obtenons, pour ces espèces, un degré de polyploïdie élevé puisque le nombre de base serait multiplié par 16. Il serait vain, sans doute, d'espérer retrouver les espèces ancestrales qui ont vraisemblablement disparu. Comme le suggère GORENFLOT, « l'étude de l'association secondaire des chromosomes, le nombre des satellites et des nucléoles peuvent fournir des preuves supplémentaires, à condition d'interpréter les résultats avec prudence »; que voyons-nous ici? Tous les noyaux que nous avons observés sont uninucléolés et nous n'avons pas rencontré de chromosomes satellifères. Mais nous retrouvons souvent les mêmes chromosomes, spécialement des « V » isobrachiaux ou hétérobrachiaux; les chromosomes étant nombreux, il est difficile de les mesurer avec une précision suffisante pour retrouver les chromosomes identiques. On remarque toutefois, chez l'*A. japonica*, huit chromosomes isobrachiaux de 2 µ. Ce serait peut-être un octoploïde; dans ce cas l'*A. polycephala* serait un tétraploïde; et dès lors il faudrait admettre que le nombre de base est $x = 12$ et non $x = 6$. Ces polyploïdes sont probablement obtenus à partir d'hybrides et nous aurions alors des allopolyploïdes et peut-être même des autoallopolyploïdes. Le comportement de certains chromosomes à l'anaphase pourrait confirmer cette hypothèse, ainsi que les chromocentres composés du noyau interphasique qui montrent l'affinité particulière de quelques groupes de chromosomes.

Les Ardisiées actuelles sont donc des polyploïdes, appartenant à des séries caryologiques ayant des nombres de base dérivés, $x = 12$ et $x = 23$; nous sommes là en présence de plantes dont on n'a pas retrouvé les ancêtres possédant les nombres chromosomiques d'origine, et dont les ancêtres diploïdes ont même probablement disparu.

Il semble donc que, dans cette tribu, le nombre des polyploïdes soit élevé. Or, d'après S. et G. MANGENOT, « une flore comprend d'autant plus d'éléments polyploïdes qu'elle est plus ancienne ». Cette remarque peut sans doute être appliquée à chacun des genres constituant ces flores et nous amène à admettre, du moins dans l'état actuel de nos connaissances, que les Ardisiées doivent constituer la plus ancienne tribu des Myrsinacées.

Source : MNHN, Paris

2. *Tribu des Myrsinées* :

Peu d'études portent sur cette tribu. En effet, sur les 26 genres qu'elle comprend, deux seulement ont été examinés d'un point de vue caryologique. BORGMANN a dénombré $2n = 24$ chromosomes pour un *Rapanea* sp. et CHUANG CHAO, HU et KWAN ont compté 46 chromosomes somatiques chez le *Myrsine seguinii*. Nous avons obtenu le même résultat pour le *M. africana*, dont les chromosomes ont la particularité d'être dédoublés dès le début de la métaphase. Il n'a pas été possible de comparer nos propres observations á celles de ces auteurs, car ils n'ont publiés que des nombres chromosomiques. Toutefois, ces résultats, nous posent un probléme identique á celui soulevé par la tribu des Ardisiées. Il faut en effet distinguer deux lignées : une série de plantes dont le nombre de base serait $x = 12$ et une autre série qui aurait $x = 23$. Dans cette tribu, nous savons que le *Myrsine africana* se trouve aussi bien en Chine, que dans les Açores et l'Afrique du Sud, tout comme le genre *Rapanea* a des représentants dans ces mêmes régions, à l'exception de l'espèce américaine, le *Rapanea guianensis*, dont le nombre chromosomique n'a malheureusement pas été déterminé.

A propos de la sous-famille des Myrsinoidées, nous pouvons ainsi supposer que les deux tribus ont connu, á partir d'un ancêtre primitif, une évolution parallèle, puisqu'on retrouve des représentants á $x = 12$ et á $x = 23$. Pour les Ardisiées il semble que les types dérivant de $x = 23$ soient sur le continent américain, alors que pour les Myrsinées, le type $x = 23$ est réparti dans l'ancien monde.

b. SOUS-FAMILLE DES MAESIDÉES.

Cette sous-famille n'est représentée que par le genre *Maesa* qui groupe environ 100 espéces. Nous avons compté pour deux de celles-ci, les *M. argentea* et *M. lanceolata*, $2n = 20$ chromosomes. Notre résultat concorde avec celui de GAJAPATHY qui a dénombré $n = 10$ bivalents chez le *M. perottetiana*. Par leur longueur plus grande, les chromosomes de ces plantes se distinguent de ceux des autres Myrsinacées. D'autre part, le faible nombre de leurs chromosomes montre qu'il s'agit peut-être d'un groupe plus ancien que les espéces précédentes. On peut admettre que le nombre de base est $x = 10$, ce qui distingue cette sous-famille des Myrsinoidées. Ce nombre peut être dérivé de $x = 4$ et $x = 6$ par allopolyploïdie, mais nous n'avons pas trouvé dans nos dénombrements le nombre de base $x = 4$; il nous reste l'hypothèse que $x = 10$ est peut-être obtenu à partir de $x = 9$ par adjonction d'un chromosome surnuméraire.

Cette sous-famille semble s'être assez vite détachée des Myrsinoidées á partir d'un phylum commun. Le petit nombre des chromosomes laisse supposer qu'elle est probablement ancienne et d'autre part réfractaire á la polyploïdie. Elle se distingue des autres Myrsinacées par la fréquence du dioïsme et l'évolution de l'ovaire. En effet on observe tous les types de passage de l'ovaire supère á l'ovaire à demi-infére. Par exemple, chez le *M. lanceolata*, l'ovaire est á demi-infére, alors que, chez le *M. argentea*, il est aux trois quarts infére.

c. SOUS-FAMILLE DES AEGICÉRATOIDÉES.

Cette sous-famille n'est représentée que par le genre *Aegiceras* qui compte seulement deux espèces. Chez l'*Aegiceras corniculatum*, nous avons dénombré $2n = 46$ chromosomes. Par sa structure nucléaire et son nombre chromosomique, le genre *Aegiceras* serait á rapprocher de la sous-famille des Myrsinoidées. Toutefois ses représentants se distinguent des autres Myrsinacées par leur habitat particulier, la mangrove, et par leur répartition géographique comprise entre le sud-est asiatique et le nord-est de l'Australie. En outre ils présentent des caractères anatomiques et morphologiques distincts; les inflorescences sont en ombelles, les bractées sont absentes, le fruit est une capsule arquée, et l'embryon courbe, germe á l'intérieur du péricarpe.

Source : MNHN, Paris

Enfin, nous avons observé que les chromosomes de l'*Aegiceras corniculatum* sont de dimensions légérement inférieures á celles des chromosomes des autres Myrsinacées.

D'aprés nos observations caryologiques, les Aegicératoidées et les autres sous-familles des Myrsinacées pourraient dériver d'un ancêtre commun; il semble cependant que les premiéres se soient rapidement détachées des secondes. En effet, les Aegicératoidées ont probablement dû s'adapter á des conditions climatiques particuliéres, ce qui explique leurs différences anatomiques et morphologiques et surtout leur localisation á l'intérieur d'une zone géographique réduite. Dans cette perspective il nous paraît préférable de ne pas adopter le point de vue d'HUTCHINSON qui distingue très nettement deux familles, les Myrsinacées et les Aegicératacées; nous avons tendance, ainsi que MELCHIOR, á classer les *Aegiceras* parmi les Myrsinacées, en raison de leur origine commune, et á les placer dans une sous-famille qui leur serait propre en raison de leurs caractères distinctifs.

B. THÉOPHRASTACÉES

Les nombres chromosomiques semblent constants dans cette famille. Les quatre espéces ayant fait l'objet d'un dénombrement chromosomique appartiennent à trois genres différents et elles ont $2n = 36$ chromosomes. Nous retrouvons le résultat de S. et G. MANGENOT qui ont étudié un *Clavija sp.* : le nombre de base peut être $x = 6, 9, 12, 18$. Nous avons observé deux chromosomes caractéristiques munis d'un « Köpfchen » dans les noyaux des *Clavija cauliflora* et *C. spinosa*, ce qui nous conduirait á conclure que nous sommes en présence de diploïdes. Le nombre de base serait dans ce cas $x = 18$. La stabilité du nombre chromosomique des Théophrastacées montre que cette famille a probablement évolué sans la formation de polyploïdes.

*
* *

Dans l'ensemble, les nombres chromosomiques se sont révélés assez homogénes. Nous trouvons, pour nombres de base, $x = 12, 23, 10, 18$. Toutes ces plantes ont été très peu examinées cytologiquement, seules 20 espéces ont été étudiées, si nous réunissons nos résultats à ceux déjá publiés; nous essaierons cependant d'établir les rapports existant entre ces différents groupes de plantes.

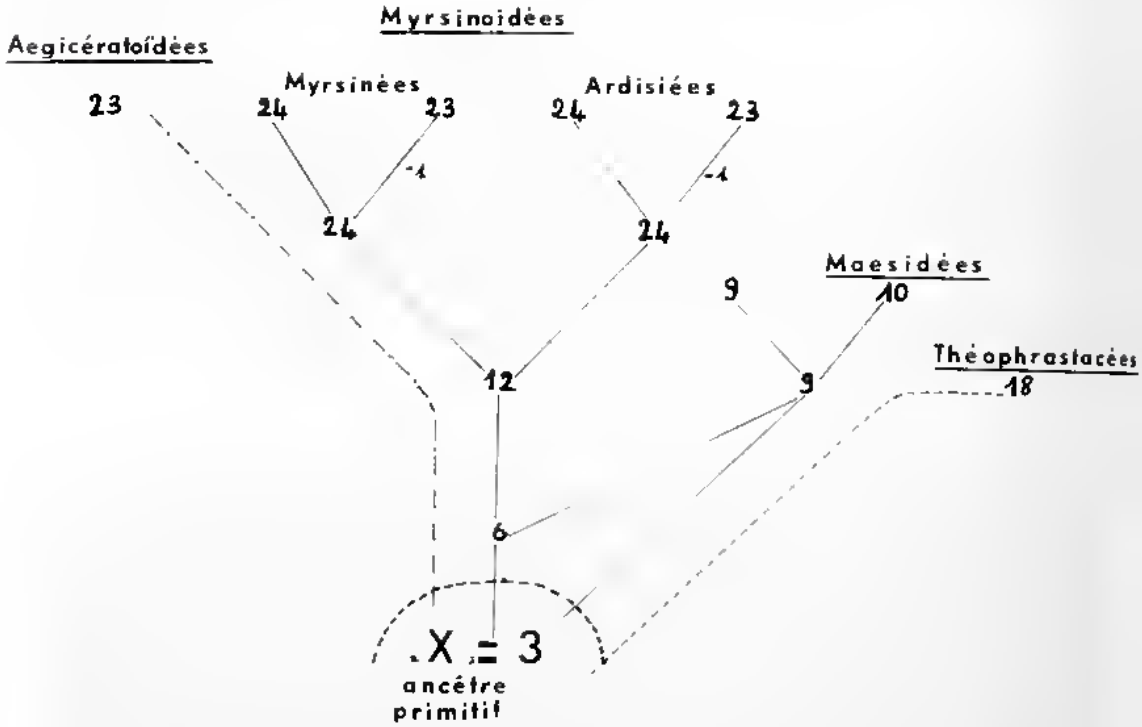
La famille des Myrsinacées est relativement récente puisque les représentants datent de la fin du Crétacé et du début du Tertiaire. Ils ont été signalés au Nord de l'Europe, au Groënland et en Alaska. On peut donc supposer qu'il y a eu très tôt séparation des deux lignées d'Ardisiées et des Myrsinées qui ont ensuite évolué différemment; c'est le cas de l'*Icacorea paniculata* qui a pour nombre de base $x = 23$, et dont les fleurs deviennent tétramères. Au contraire, chez les Myrsinées, le type ayant pour nombre de base $x = 12$, est représenté en Amérique alors que les espéces tropicales d'Afrique et d'Asie ont pour base $x = 23$.

Les Théophrastacées présentent de nombreux points communs avec les Myrsinacées ; la structure nucléaire est voisine, les phénoménes mitotiques se déroulent d'une manière identique. D'autre part, d'après les nombres de base, nous pouvons supposer que ces deux familles ont eu un ancêtre commun trés ancien dont elles se seraient détachées pour évoluer parallélement. En effet, $x = 18$ dérive probablement de $x = 9$, or $x = 9$ peut être obtenu par allopolyploïdie à partir de $x = 6$ et de $x = 3$. D'autre part, $x = 12$ provient vraisemblablement de $x = 6$ par doublement de la garniture chromosomique.

Nous pouvons donc supposer que le type ancestral avait pour base $x = 3$. A partir de cet ancêtre commun, quatre phylums peuvent se séparer. Dans le premier phylum, qui évolue vers le nombre de base $x = 12$ en passant vraisemblablement par des formes

Source : MNHN, Paris

ayant $x = 6$, les Ardisiées et les Myrsinées se différencient, puis suivent alors une évolution parallèle aboutissant á un nombre de base $x = 24$, puis par perte d'un chromosome à $x = 23$. A partir de $x = 6$ se différencie un second phylum qui, comme le premier, conduit au nombre de base $x = 23$; ce groupe constitue les Aegicératoidées. Par allopolyploïdie entre $x = 6$ et $x = 3$ se constitue une troisième lignée basée sur le nombre $x = 9$. Par adjonction d'un chromosome surnuméraire nous arrivons aux Maesidées qui ont pour base $x = 10$. Il serait intéressant d'étudier d'autres Maesidées, car il serait alors peut-être possible de trouver des espéces plus primitives ayant 18 chromosomes somatiques. Enfin, un quatriéme phylum a connu une évolution parallèle, conduisant à la formation d'espéces caractérisées par le nombre de base $x = 18$ et qui constituent les Théophrastacées. On peut donc esquisser un tableau évolutif représenté dans le schéma ci-dessous.



Ainsi, d'après nos recherches, nous serions tentés de classer le genre *Aegiceras* parmi les Myrsinacées, dont les Aegiceratoidées constitueraient une sous-famille. D'autre part, l'hypothèse des anciens auteurs qui avaient groupé les Myrsinacées et les Théophrastacées en une seule famille est en partie justifiée par la caryologie et la cytologie. Toutefois, il peut être préférable de les distinguer malgré tout, car elles ont évolué de maniére différente, les Théophrastacées étant exclusivement représentées en Amérique et offrant, ainsi que nous l'avons indiqué, des caractéres anatomiques et morphologiques qui leur sont particuliers.

*
* *

Peut-on tirer de cette discussion, quelques renseignements propres à faire comprendre comment ont pu évoluer ces deux familles.

Nous avons vu que la structure nucléaire observée chez les représentants de ces deux familles est semi-réticulée chromocentrique. D'aprés Jannaki Ammal : « On

Source : MNHN, Paris

trouve le plus souvent des petits chromosomes avec noyaux aréticulés ou semi-réticulés chez les Dicotylédones arborescentes considérées habituellement comme primitives, tandis que chez les plantes herbacées plus évoluées on trouve des noyaux plus riches en chromatine réticulés ou euritéculés ». Cet auteur pense que les espèces ligneuses ont de petits chromosomes, arbres et arbustes étant moins évolués que les plantes herbacées. Donc, au cours de l'évolution il y aurait une tendance à l'allongement des chromosomes et à un enrichissement en chromatine.

Confrontons cette hypothèse avec nos résultats. Nous aurions donc ici deux familles de plantes primitives d'après leur structure nucléaire. Or tous les auteurs placent les Myrsinacées parmi les plantes ligneuses dont le degré d'évolution est élevé. En effet le dioïsme est fréquent, en particulier chez les *Clavija* et les *Maesa*, les phénomènes de polyembryonie sont nombreux chez les Ardisiées, l'ovaire à demi-infère des Maesidées est un caractère évolutif intéressant; d'autre part toutes les fleurs sont gamopétales et chez les Théophrastacées un cycle d'étamines est avorté.

En outre M. Fouët, dans son étude des Malpighiacées, arrive à la conclusion suivante : « on assisterait avec l'évolution non plus à un enrichissement en chromatine, mais au contraire à un appauvrissement dû à une réduction de la taille des chromosomes accompagné d'une diminution de l'importance du réseau et de la grosseur des chromocentres ». Par analogie, dans le cas des Myrsinacées et des Théophrastacées, il semble légitime d'admettre que la structure nucléaire n'est pas primitive, ce qui confirmerait la place que leur attribuent les auteurs.

*
* *

Il convient enfin d'examiner quelles peuvent être les relations existant entre les Myrsinacées et les Théophrastacées et les familles à qui les systématiciens les rattachent habituellement.

Les premiers auteurs qui ont étudié les Myrsinacées (Jussieu, de Candolle, Baillon) les ont groupées, ainsi que les Théophrastacées, avec les Primulacées avec lesquelles, par conséquent, elles ne formeraient pour eux qu'un seul groupe naturel. Puis Mez a séparé les trois familles pour constituer l'ordre des Primulales. Hallier considère que les Myrsinacées et les Théophrastacées sont liées aux Primulacées par les Cyclaminées. Or les nombres chromosomiques observés chez les Cyclaminées sont analogues à ceux trouvés chez les Myrsinacées. En effet, on dénombre $2n = 20$, $2n = 48$, $2n = 96$. Cet auteur considère, d'autre part, que les Primulacées herbacées sont plus évoluées que les Myrsinacées ligneuses. Leurs structures nucléaires sont toutefois voisines : les noyaux sont, en effet, semi-réticulés ou réticulés.

Hutchinson, fondant sa classification sur la distinction entre plantes herbacées et plantes ligneuses, sépare très nettement les Myrsinacées et les Primulacées et les situe à deux places très éloignées; il crée ainsi un ordre des Myrsinales qu'il rapproche des Rhammnales et des Célastrales. Chez les Rhamnales, les étamines sont opposées aux lobes de la corolle comme chez les Myrsinacées, mais tandis que les premières sont dialypétales, les secondes sont gamopétales. Les nombres de base des Célastrales sont $x = 10$ et $x = 12$, comme ceux établis ici respectivement pour les Maesidées et les Ardisiées. Les Célastrales ont une structure nucléaire qui se rapproche de celles des Myrsinacées. On y observe, en effet, des noyaux à structure intermédiaire entre la structure réticulée et semi-réticulée. En outre, Bowden a montré pour deux *Celastrus* que $n = 23$, résultat que nous avons trouvé pour deux Ardisiées.

Ainsi, bien que les Myrsinacées puissent être reliées à différents groupes de plantes, d'après leur nombre chromosomique et leur structure nucléaire, elles se rapprochent plus particulièrement des Primulacées. C'est en particulier ce que pense Erdtman (1966) d'après les caractères palynologiques observés chez les Théophrastacées, les

Source : MNHN, Paris

Myrsinacées et les Primulacées. Toutes ces observations semblent donc confirmer l'hypothèse de HALLIER.

Cependant, les connaissances actuelles sont encore trop insuffisantes pour avoir une opinion définitive sur tous les problèmes abordés, en raison du nombre très faible de renseignements caryologiques. Aussi les problèmes posés par les Myrsinacées et les Théophrastacées mériteraient-ils une étude exhaustive dépassant largement le cadre de ce travail.

Résumé

Huit nombres chromosomiques ont été déterminés chez les Myrsinacées et quatre chez les Théophrastacées; tous sont nouveaux. Les espèces étudiées de ces deux familles possèdent des noyaux disréticulés à chromocentres; leur mitose régulière correspond à ce type de noyau. Seuls les deux *Clavija* présentent quelques particularités. Un essai caryo-taxinomique s'appuyant sur tous les dénombrements chromosomiques publiés a conduit à proposer un schéma évolutif, certes encore très imparfait, de ces deux familles et à envisager les relations qu'elles peuvent avoir avec les Primulacées d'une part, les Célastrales et les Rhamnales d'autre part, qui ont été rapprochées d'elles par divers auteurs.

Summary

Eight chromosome numbers have been determined for the Myrsinaceae and four for the Theophrastaceae; all are new. The species studied of the two families possess disreticulate nuclei with chromocenters; their normal mitosis corresponds to this type of nucleus. Only the two *Clavija* present some particularities. A caryo-taxonomic study backed up by all the chromosome numbers published has lead to the proposal of an evolutionary diagram, of course still imperfect, of these two families and the envisagement of the relations they might have with the Primulaceae on the one hand, and the Celastrales and the Rhamnales on the other, which are proposed with them by several authors.

Zusammenfassung

Bei den Myrsinaceae wurden acht Chromosomenzahlen und bei den Theophrastaceae vier festgestellt; sie sind alle neu. Die schon erforschten Gattungen dieser zwei Familien bezitzen unregelmässig netzförmige chromozentrische Kerne; ihre regelmassige Kernspaltung entspricht diesem Kerntyp. Nur die beiden *Clavija* zeigen einige Eigenarten. Ein Karyo-taxinomischer Versuch, der auf sämlichen schon veröffentlichen Chromosomenzählungen beruht, führte dazu ein Entwicklungsschema dieser beiden Familien, sicher noch sehr ungenügend, vorzuschlagen, und die möglichen Zusammenhange, welche sie mit des Primulaceae einerseits und mit den Celastrales uns Rhamnales anderseits haben zu erwägen, und welche mit ihnen durch verschiedene Autoren in Verbindung gebracht Wurden.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Baillon (H.), 1892. — Histoire des plantes, Hachette, Paris, tome *11*, p. 331.

Dahlgren (K. V. O.), 1916. — Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales, *K. sv. Vet. Hand, 56*, 4, p. 1-80.

Darlington (C. D.) et Wylie (A. P.), 1955. — Chromosome Atlas of flowering plants, Allen et Unwin, édit., Londres, p. 1-519.

De Candolle (A.), 1844. — Prodomus systematis naturalis regni vegetabilis, pars octava, p. 1-684.

Delay (C.), 1946-1948. — Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames, *Rev. Cytol. et Biolog. végét., 9*, p. 169-222 et *10*, p. 103-228.

Emberger (L.), 1960. — Les végétaux vasculaires *in* Chadefaud (M.) et Emberger (L.), Traité de Botanique systématique, tome *2*, fasc. 2, Masson et Cie édit., Paris, p. 755-1539.

Erdtman (G.), 1966. — Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Hafner Publishing Co. édit., New-York-Londres, p. 1-553.

Fouët (M.), 1966. — Contribution à l'étude des Malpighiacées. *Adansonia, 6*, p. 457-505.

Gajapathy (C.), 1962. — Chromosome numbers of some South Indian Plants, *Curr. sc., 31*, p. 115-116.

Gorenflot (R.), 1958. — La polyploïdie chez les végétaux, *L'Année biologique, 34*, p. 361-394.

Hallier (H.), 1905. — Phylogenetic studies of flowering plants, *New Phytologist, 5*, p. 151-162.

Hamel (J. L.), 1953. — Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Saxifragacées, *Rev. Cytol. et Biolog. végét., 14*, p. 113-313.

Hutchinson (J.), 1959. — The families of flowering plants, I, Dicotyledons, 2e édit., Oxford University Press édit., Londres, p. 1-510.

Lacour (L.), 1945. — *Myrsinaceae, in* Darlington (C. D.), Jannaki-Ammal (E. K.). The chromosomes atlas of cultivated plants, Allen et Unwin, édit., Londres, p. 207.

Lawrence (G. M. H.), 1955. — Taxonomy of vascular plants, the Mac Millan Cy édit., Londres, p. 1-397.

Mangenot (S.), Mangenot (G.), 1962. — Enquêtes sur les nombres chromosomiques dans une collection d'espèces tropicales, *Rev. de Cytol. et Biolog. végét., 25*, p. 411-447.

Melchior (H.), 1964. — Engler (A.), Syllabus der Pflanzenfamilien, tome *2*, douzième édit., Gebrüder Borntraeger édit., p. 1-666.

Mez (C.), 1902. — *Myrsinaceae, in* Engler (A.), Das Pflanzenreich, IV, *236*, p. 1-437.

—, 1903. — *Theophrastaceae, in* Engler (A.), Das Pflanzenreich, IV, *236a*, p. 1-48.

Poty (J.), Hamel (J. L.), 1967. — Contribution à l'étude caryo-taxinomique des Sterculiacées. *Mémoires Muséum*, Paris, nouv. sér. B, *18*, p. 3-35.

Pax (F.), 1897. — Myrsinaceae *in* Engler (A.) et Prantl (K.), Die natürlichen Pflanzenfamilien, IV, *I*, 84-87, p. 270-354.

Stebbins (G. L. J.), 1947. — Types of polyploids, *Adv. in Genetics, 1*, p. 403-429.

Sugiura (T.), 1936. — A list of chromosome numbers, *Cytologia, 7*, p. 557-559.

Takhtajan (A.), 1959. — Die Evolution der Angiospermen. G. Fisher édit., Iéna, p. 1-344.

Van Tieghem (Ph.), 1898. — Eléments de botanique II, Masson et Cie édit., Paris, p. 1-612.

Wettstein (R. von), 1935. — Handbuch der systematischen Botanik, 4e édit., Fr. Deuticke édit., Leipzig und Wien, p. 1-1152.

Les ouvrages suivants n'ont pas pu être consultés :

Borgmann (E.), 1964. — Anteil der Polyploïden in der Flora des Bismarcksgebirges von Ostneuguinea, *Zeit. f. Bot., 52*, p. 118-172.

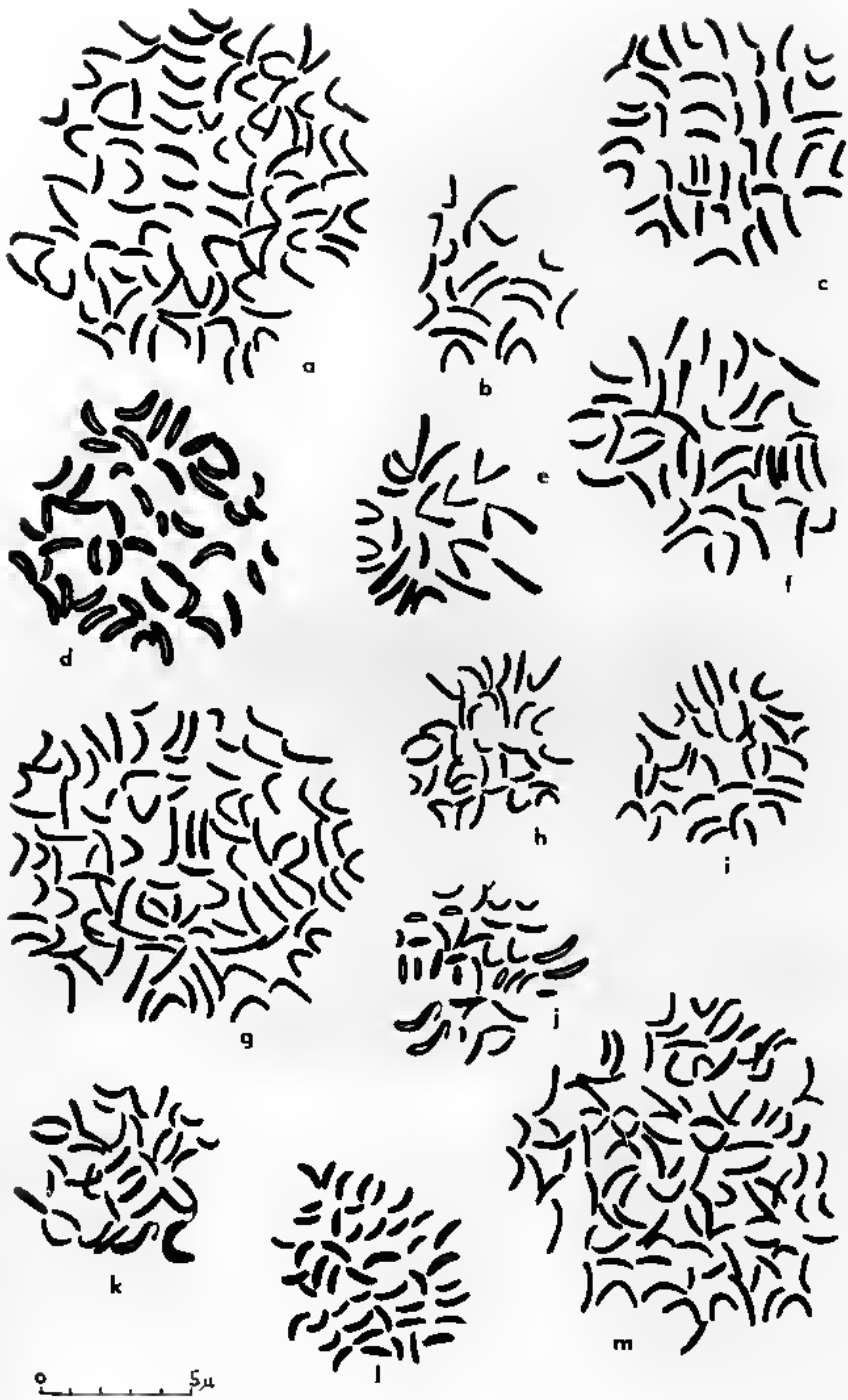
Chuang (T. I.), Chao (C. Y.), Hu (W. L.), Kwan (S. C.), 1963. — Chromosome numbers of vascular plants of Taiwan, I, *Taiwania, 1*, p. 51-66.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI. – Plaques métaphasiques

Ardisia sanguinolenta : fig. *a*; *Maesa argentea* : fig. *b*; *Ardisia polycephala* : fig. *c*; *Myrsine africana* : fig. *d*; *Maesa lanceolata* : fig. *e*; *Icacorea paniculata* : fig. *f*; *Ardisia japonica* : fig. *g*; *Jacquinia aurentiaca* : fig. *h*; *Deherainia smaragdina* : fig. *i*; *Clavija spinosa* : fig. *j*; *Clavija cauliflora* : fig. *k*; *Aegiceras corniculatum* : fig. *l*; *Ardisia Cadierei* : fig. *m*.

Source : MNHN, Paris



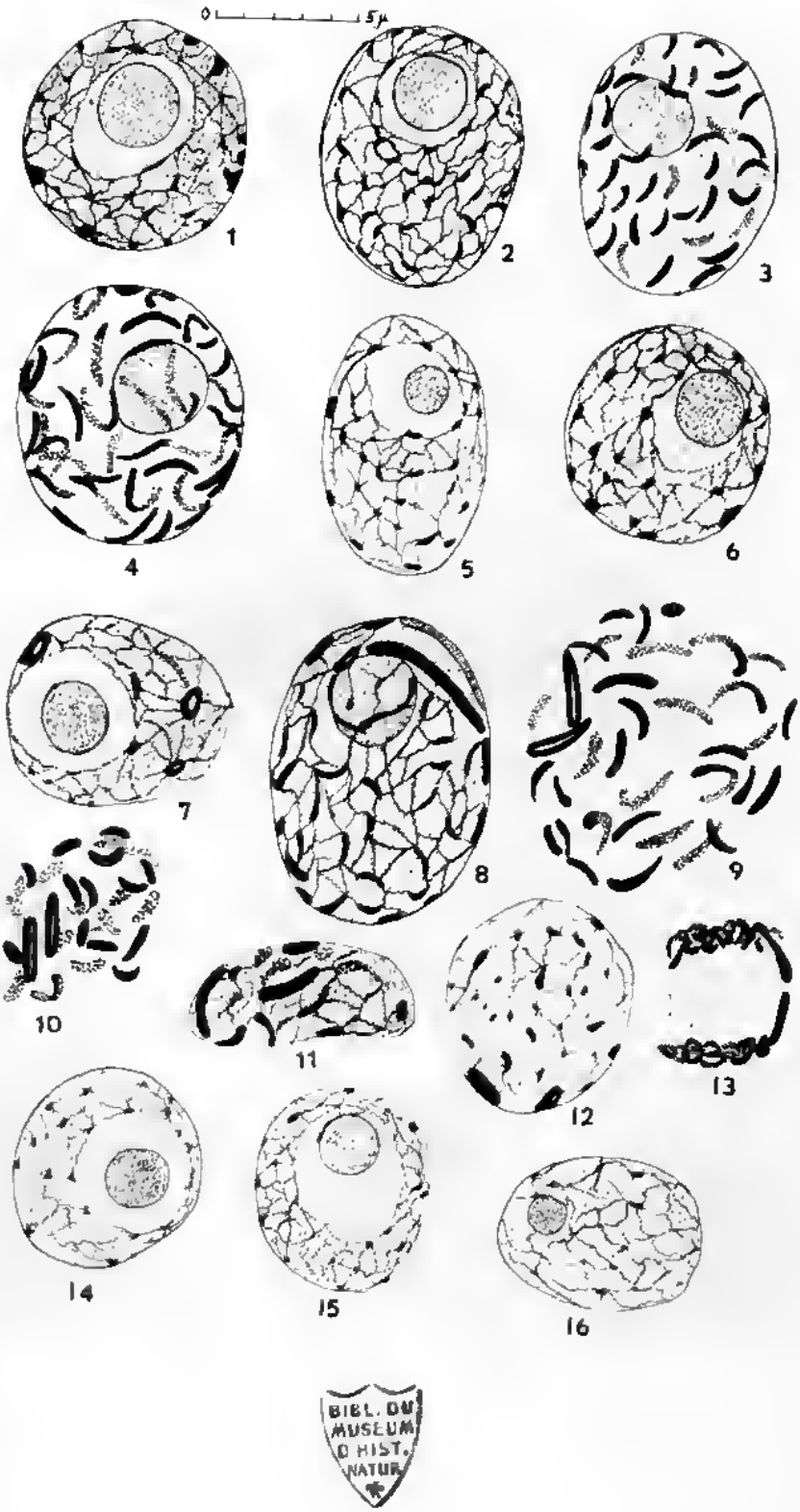
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Planche VII

Ardisia polycephala : fig. 1. Noyau interphasique, fig. 2, fig. 3, fig. 4. Prophase à différents stades, fig. 5. Noyau quiescent; *Maesa argentea* : fig. 6. Noyau interphasique; *Clavija cauliflora* : fig. 7. Noyau interphasique, fig. 8, fig. 9, Prophase à différents stades, fig. 10. Prémétaphase, fig. 11. Télophase, fig. 12. Noyau quiescent, fig. 13. Anaphase; *Jacquinia aurentiaca* : fig. 14. Noyau interphasique; *Deherainia smaragdina* : fig. 15. Noyau interphasique, fig. 16. Noyau quiescent.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII. — *Photographies de plaques équatoriales* :

Myrsine africana : fig. 1; *Jacquinia aurantiaca* : fig. 2; *Maesea argentea* : fig. 3; *Ardisia japonica* : fig. 4; *Ardisia sanguinolenta* : fig. 5; *Ardisia polycephala* : fig. 6; *Icacorea paniculata* : fig. 7; *Clavija cauliflora* : fig. 8.

Les photographies 2 et 3 sont composées à partir de deux photographies de la même plaque.

Source : MNHN, Paris

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE CARYO-TAXINOMIQUE DES SCITAMINÉES

(avec les planches IX à XIX)

par

S. BISSON, S. GUILLEMET, J.-L. HAMEL

L'ordre des Scitaminées, désigné par HUTCHINSON et la plupart des auteurs contemporains sous le nom de Zingibérales, a toujours semblé constituer une unité naturelle. Il groupe de grandes herbes dont les fleurs sont généralement zygomorphes et remarquables par la réduction plus ou moins poussée de l'androcée. S'il existe six étamines normalement constituées chez le *Ravenala madagascariensis*, il n'y en a plus que cinq fonctionnelles chez les autres Musacées; une seule demeure fertile chez les Zingibéracées; l'unique étamine subsistant chez les Cannacées et les Marantacées ne possède plus qu'une demi-anthère capable de former du pollen. A ces familles il convient d'ajouter celle monogénérique des Lowiacées, dont les quelques espèces d'*Orchidanta* étaient autrefois rattachées aux Musacées parce qu'elles ont cinq étamines; mais elles sont les seules, parmi les Scitaminées, à posséder un ovaire infère. Certains auteurs proposent aussi, depuis quelques années, de subdiviser les Musacées (les Lowiacées une fois exclues) en deux ou trois familles correspondant aux trois sous-familles ou tribus habituellement reconnues; d'autres, moins nombreux, envisagent également d'élever au rang de familles les deux sous-familles des Zingibéracées.

Il a paru intéressant d'entreprendre après d'autres auteurs une étude caryologique de cet ensemble, afin de voir quels arguments pourrait apporter cette discipline à une meilleure compréhension des relations existant entre ces diverses familles et, à l'intérieur d'elles, entre certains genres. De plus il convenait de mieux définir le type nucléaire, qui n'a fait l'objet que d'observations dispersées et rares. Les dénombrements de chromosomes sont au contraire relativement nombreux. Il est regrettable que le manque de matériel n'ait pas permis de définir la position du genre *Phenakospermum* chez les Musacées et de donner une réponse au problème que pose le genre *Orchidanta*, qui, à notre connaissance, n'a pas été abordé de ce point de vue.

Cette étude a été menée par Mlle S. BISSON, qui examina les Zingibéracées, par S. GUILLEMET, qui s'est occupé des Marantacées et des Musoïdées, par J.-L. HAMEL, qui se chargea de quelques autres Musacées, des Cannacées et tira les conclusions générales.

*
* *

Source : MNHN, Paris

Les techniques utilisées pour cette étude caryologique sont celles employées dans les travaux précédents ;

Les fixations des méristèmes radiculaires ou de jeunes boutons floraux ont été faites avec les mélanges de NAWASHIN modifié par KARPECHENKO et de HELLY. Les éléments chromatiques ont été habituellement colorés par la méthode de FEULGEN, qui a été parfois associée à une contre-coloration par le vert lumière, afin de suivre l'évolution nucléolaire, ou par le violet-cristal suivant la technique de CLAUSEN. Les coupes transversales et longitudinales sont généralement épaisses de 6,6 μ. Au cours de l'exposé, un certain nombre de dimensions sont données; elles résultent de mesures faites avec des micromètres oculaires. Elles ne doivent pas être considérées comme des valeurs absolues, puisque la méthode utilisée offre des causes d'erreur. Cependant ces mesures présentent un intérêt en permettant d'établir un ordre de grandeur. De plus, étant toujours effectuées dans les mêmes conditions, elles doivent avoir un coefficient d'incertitude toujours le même. Il en résulte que nous pouvons comparer, pour un même équipement, les longueurs et les épaisseurs des différents chromosomes et comparer entre eux les divers équipements chromosomiques au sein de chaque genre ou de chaque famille. Il est également possible de suivre les variations de la taille des noyaux au cours de la mitose.

Admettant avec la plupart des caryologistes la primauté des chromosomes dans une étude caryo-taxinomique, nous commencerons l'exposé de nos résultats par l'étude de la métaphase et par l'analyse des plaques équatoriales, comme l'a proposé en 1953 l'un de nous, qui distingue d'une part les *stades chromosomiques*, métaphase et anaphase, d'autre part les *stades nucléaires* qui regroupent la télophase, l'interphase et la prophase.

I. LES MUSACÉES

La famille des Musacées, limitée aux deux seules sous-familles des Musoidées et des Strélitzioidées, c'est-à-dire telle que la définit MELCHIOR (*loc. cit.*), a fait l'objet de nombreux travaux caryologiques en raison de l'intérêt économique et botanique des végétaux qu'elle rassemble. Pourtant il a semblé utile d'examiner encore quelques plantes appartenant aux différents genres, *Musa*, *Ensete*, *Ravenala*, *Strelitzia* et *Heliconia*, pour établir ou vérifier le dénombrement des chromosomes, mais surtout pour définir leur type nucléaire et décrire leur cycle mitotique, puis pour tirer de ces observations, après comparaison avec les résultats des différents caryologistes, quelques conclusions d'ordre systématique.

*
* *

Les Musacées sont les seules avec les Lowiacées parmi les Scitaminées à posséder un androcée complètement ou presque complètement fonctionnel; en effet elles possèdent toujours six étamines, normalement toutes fertiles chez le *Ravenala madagascariensis*, mais dont l'une peut disparaître ou plus habituellement demeurer stérile, transformée en staminode, chez les cinq autres genres. Ce caractère est généralement considéré comme la marque d'une certaine ancienneté, alors que la réduction du nombre de pièces florales observée chez les autres Zingibérales semble indiquer une relative jeunesse.

La position des différents genres à l'intérieur des Musacées varie suivant les auteurs. MELCHIOR (*loc. cit*). divise la famille, privée des Lowiacées, en deux sous-familles, qui sont celles proposées par SCHUMANN en 1900 dans la monographie du Pflanzenreich. Plusieurs caractères justifient en effet cette séparation : la disposition des feuilles et des bractées, qui sont spiralées chez les Musoidées, et opposées chez les Strélitzioi-

Source : MNHN, Paris

dées, la nature des fruits, qui sont charnus chez les premières et des capsules loculicides chez les secondes; enfin il n'y a pas de bractées entre les fleurs chez les premières, il y en a chez les secondes. MELCHIOR présente ainsi la famille :

I. SOUS-FAMILLE DES STRÉLITZIOIDÉES

1. TRIBU DES RAVÉNALÉES :

Ravenala (Madagascar), *Phenakospermum* (Amérique du Sud);

2. TRIBU DES STRÉLITZIÉES :

Strelitzia (Sud-est africain);

3. TRIBU DES HÉLICONIÉES :

Heliconia (régions tropicales et subtropicales de l'Amérique).

II. SOUS-FAMILLE DES MUSOIDÉES

TRIBU DES MUSÉES :

Musa (régions tropicales de l'Ancien Monde), *Ensete* (principalement Afrique).

Pour NAKAI (1941 et 1948), ces genres doivent être répartis entre trois familles : Musacées, Héliconiacées, et Strélitziacées; celle-ci est à son tour coupée en trois sous-familles : Ravénaloidées, Phénakospermoidées, Strélitzioidées.

En 1955, LANE, qui admet l'existence de la seule famille des Musacées, isole les Héliconioidées parce qu'elles sont des herbes vivaces par un rhizome, alors que les Musoidées, rassemblant les trois tribus des Musées, des Ravénalées et Strélitziées, peuvent être considérées comme de petits arbres à tige ligneuse ou comme de grandes herbes ayant une pseudo-tige.

Après une étude anatomique TOMLINSON en 1957 (il présente un tableau schématique, résumant bien l'opinion des différents systématiciens sur les rapports existant entre ces différents genres et le genre *Orchidanta*), estime lui aussi souhaitable de séparer les *Heliconia* des autres Musacées, en remarquant toutefois qu'ils ont plus d'affinités avec les *Musa* qu'avec les Ravénalées, et les *Strelitzia*. Les *Musa* se distinguent également de ceux-ci par un certain nombre de caractères anatomiques qui leur sont propres. Par contre il trouve de nombreux points de rapprochement entre les Ravénalées et les *Strelitzia* et pense, comme LANE d'ailleurs, que les *Phenakospermum* sont plus proches des *Strelitzia* que du *Ravenala*. Comme cet auteur et comme HUTCHINSON et MELCHIOR, il estime convenable d'isoler le genre *Orchidantha* dans une famille qui lui est propre.

Il résume ainsi ses conclusions :

Orchidantha;
Musa;
Ravenala;
Strelitzia;
Heliconia;

il représente les affinités intergénériques par un schéma très expressif (schéma A).

Lorsqu'en 1962 il conclut l'ensemble de ses recherches anatomiques sur les Scitaminées, il estime nécessaire de reprendre certaines conceptions de NAKAI (*loc. cit.*) et admet la réduction des Musacées aux deux genres *Ensete* et *Musa*, l'isolement des *Heliconia* dans une famille des Héliconiacées et le groupement des *Ravenala*, *Phenakospermum* et *Strelitzia* sous le nom des Strélitziacées. De telles conclusions étaient en fait esquissées sur le schéma en 1957.

Source : MNHN, Paris

HUTCHINSON, en 1959 comme déjà en 1926, admet l'existence de deux familles distinctes : les Musacées d'une part, qu'il limite lui aussi aux genres *Ensete* et *Musa*, les Strélitziacées d'autre part rassemblant les quatre autres genres : *Strelitzia*, *Ravenala*, *Phenakospermum* et *Heliconia*. C'est également l'avis de SIMMONDS en 1962.

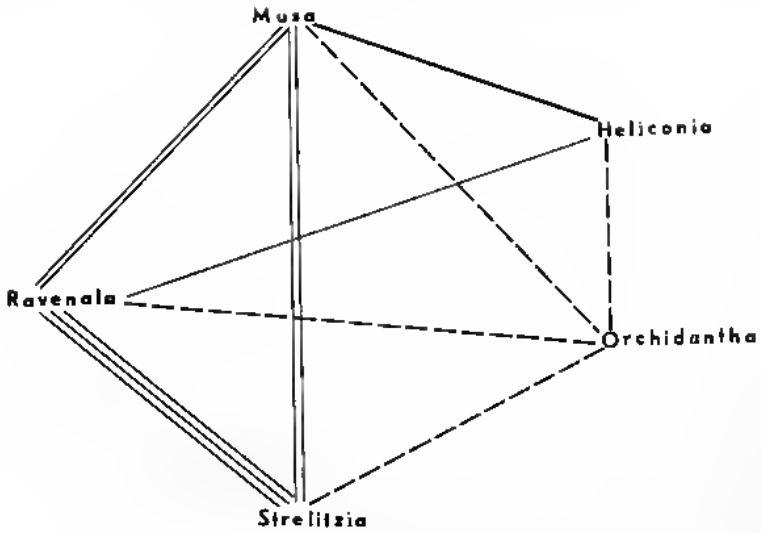


SCHÉMA A (d'après TOMLINSON)

RECHERCHES PERSONNELLES

MATÉRIEL

Les six plantes utilisées pour cette étude sont toutes cultivées dans les Serres du Muséum :

Espèces	Origine géographique
Ravenala madagascariensis Adams.	Madagascar.
Strelitzia reginae Banks.	Le Cap.
Heliconia humilis Jacquin.	Guyane.
Heliconia nutans R. E. Woodson.	Panama.
Ensete Gilletii (de Willd.) Cheesman.	Cameroun (1).
Musa sumatrana Becc. (2).	

(1) Cette plante a été récoltée au Cameroun par Jean-Louis et Aline RAYNAL dans la station où avait été recueilli l'échantillon qui avait servi de type pour la description du *Musa elephantorum* par SCHUMANN et WARBURG. Ce qui leur avait fait supposer qu'ils avaient peut-être retrouvé la plante trop sommairement décrite par les deux auteurs allemands et dont le type a été détruit à Berlin. BAKER et SIMMONDS (1953) jugeaient devoir rejeter cette appellation qu'ils qualifiaient de *nomen dubium*. Après vérification, J. KOECHLIN, dans la Flore du Cameroun, considère que cette plante n'est autre que l'*Ensete Gilletii*, comme l'estiment également M. et Mme RAYNAL, qui en ont découvert plusieurs stations au Cameroun.

(2) La plante cultivée sous ce nom, reçue du Jardin botanique de Gênes en 1961, présente dans sa jeunesse les caractères attribués au *Musa sumatrana* par BECCARI, en particulier ses feuilles sont ornées de taches rouges. Sans doute conviendrait-il de ne plus la nommer ainsi; en effet, malgré le complément de diagnose donné par RIDLEY en 1926, la plante de BECCARI n'est pas parfaitement définie, comme l'ont montré CHEESMAN (1947 *b* et 1948), puis SIMMONDS (1960). Celui-ci, reprenant une suggestion de CHEESMAN, pense que le *M. sumatrana* « ist most probably a subsp. of *M. acuminata* Colla ». Dans les serres du Muséum, la plante n'a encore ni fleuri ni fructifié, ce qui aurait peut-être permis de vérifier cette proposition. Tout en reconnaissant le caractère très contestable de ce nom, il nous paraît plus sage de le lui laisser jusqu'à ce qu'il soit possible d'identifier la plante.

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION DES PHÉNOMÈNES CARYOLOGIQUES

Pour présenter ces résultats nous suivrons l'ordre taxinomique retenu par MELCHIOR, après modification de celui présenté par SCHUMANN.

I. Stades chromosomiques.

A. MÉTAPHASE.

En vue latérale, les métaphases montrent les chromosomes groupés généralement sur un même plan. Ils forment alors une ligne compacte perpendiculaire aux fibres du fuseau toujours visible. La lecture des plaques équatoriales est généralement assez aisée, bien que parfois les chromosomes se tassent les uns contre les autres et dessinent des figures apparemment continues, ne permettant pas de distinguer avec précision leurs extrémités respectives.

I. STRÉLITZIOIDÉES

a. RAVÉNALÉES.

Ravenala madagascariensis :

Nous avons retrouvé les 22 chromosomes somatiques déjà observés par plusieurs auteurs chez cette espèce. Les plaques équatoriales sont tantôt circulaires et elles ont un diamètre mesurant entre 6,5 et 7 μ, tantôt grossièrement elliptiques et la longueur de leurs axes peut varier de 3,5 μ à près de 8 μ.

Dans la plupart des cas, il est possible de reconnaître les 11 paires chromosomiques: deux chromosomes *a*, nettement hétérobrachiaux et présentant une contraction secondaire, dépassent largement 2 μ; quatre autres, *b* et *c* sensiblement isobrachiaux, atteignent 2 μ. Huit chromosomes, légèrement moins longs, se reconnaissent deux à deux grâce à la dissymétrie plus ou moins marquée de leurs bras. Trois autres paires peuvent être reconnues par leurs chromosomes mesurant 1,5 μ et à peu près isobrachiaux. Enfin il existe deux chromosomes plus courts (1,2 μ), dont l'aspect rappelle des bâtonnets à peine courbés; mais sur quelques plaques équatoriales, il est possible de voir qu'ils sont constitués de deux bras vraisemblablement égaux. L'épaisseur moyenne est pour tous de 0,3 μ (Pl. IV, fig. 7 et Pl. XVIII, photo 1).

b. STRÉLITZIÉES.

Strelitzia reginae :

Cette espèce possède 14 chromosomes, épais habituellement de 0,4 μ. Quelquefois après le fixateur de Nawashin, ils prennent un aspect plus trapu, étant à la fois plus larges et moins grands.

Les sept paires qu'ils forment sont presque toujours reconnaissables, sur les diverses plaques équatoriales (pl. IX, fig. 8 et pl. XVII, photo 2).

Deux d'entre eux, *a*, nettement plus grands que les autres, se remarquent facilement: ils ont environ 3,5 μ et ont des bras inégaux; quatre autres, longs de 3 μ, se reconnaissent parce que deux sont quasi isobrachiaux, *b*, et deux sont très dissymétriques, *c*; six autres mesurent plus de 2,5 μ et forment trois paires caractéristiques : l'une groupe des chromosomes dont les bras sont égaux, *d*, la seconde des chromosomes dont un des bras est plus de deux fois plus court que l'autre, *e*, la troisième accouplent des chromosomes encore plus asymétriques, très souvent caractérisés par un satellite porté à l'extrémité du petit bras, *f*. Ces satellites ne sont malheureusement pas toujours visibles; les deux derniers chromosomes qui atteignent presque 2 μ ont la forme de bâtonnets légèrement incurvés et paraissent formés de deux bras de taille à peu près équivalente, *g*.

Source : MNHN, Paris

c. HÉLICONIÉES.

1. *Heliconia humilis :*

Cette espèce est classée par SCHUMANN dans la première des deux sections, *Taeniostrobus* O. Ktze, qu'il reconnaît à l'intérieur de ce genre.

Elle possède, comme plusieurs autres *Heliconia*, 24 chromosomes, remarquables par leurs petites dimensions; en effet les quatre plus grands dépassent légérement 1 μ, les quatre plus petits atteignent á peine 0,7 μ et leur épaisseur moyenne est de 0,4 μ. Il est très remarquable que les seize autres chromosomes peuvent être également groupés par doubles paires : quatre sont un peu plus courts que les quatre premiers, quatre autres sont sensiblement plus longs que les plus petits et les huit autres ont moins de 1 μ. Ils ont tous la forme de grains légèrement rétrécis dans leur région moyenne, sans doute est-ce à ce niveau que doit se trouver le centromére; ils seraient tous à peu près isobrachiaux (pl. IX, fig. 9 et pl. XVII, photo 4).

2. *Heliconia nutans :*

Cet *Heliconia* se range également dans la section *Taeniostrobus* et paraît trés voisin de l'*H. marginata*. Il est aussi caractérisé par 24 chromosomes dont les dimensions sont voisines de celles observées chez l'espéce précédente. Cependant ils sont toujours plus grêles, car leur épaisseur est à peine de 0,3 μ, et légèrement plus longs. De plus quelques-uns d'entre eux sont manifestement hétérobrachiaux. C'est en particulier le cas des quatre plus grands chromosomes, ayant en moyenne 1,5 μ; il arrive même que le petit bras se trouve éloigné du grand et puisse être pris á première vue pour un satellite. Cependant un examen attentif ne permet pas de retenir cette hypothése; souvent d'ailleurs un seul chromosome prend cette apparence anormale alors que les autres montrent leurs deux bras seulement séparés par ce qui correspond vraisemblablement á l'emplacement du centromére, qui n'est jamais discernable. Cette inégalité des bras se retrouve chez quatre autres chromosomes qui n'atteignent pas 1 μ. Chez cette espèce encore il semble que les chromosomes puissent être groupés par doubles paires; on observe toujours également quatre chromosomes plus courts que les autres (0,8 μ) (pl. IX, fig. 10 et pl. XVIII, photo 3).

II. MUSOIDÉES

1. *Ensete Gilletii :*

Dans les cellules du méristème cortical, les métaphases montrent 18 chromosomes qui, dans la plupart des plaques, peuvent être appariés d'après leurs formes et leurs dimensions relatives (Pl. IX, fig. 11 et Pl. XIX, photo 6 *a* et *b*).

Les deux chromosomes les plus grands, *a*, mesurant 2,8 μ, aux bras inégaux, nettement incurvés, dessinent une sorte de « L ». Le couple, *b*, en forme de « S », légèrement moins long que le précédent (2,6 μ), présente un étranglement au niveau des centromères. Les deux paires, *c* et *d*, ont la même longueur : 2,5 μ; chez les chromosomes, *c*, nettement hétérobrachiaux, le grand bras est trois fois plus long que l'autre; les *d*, le plus souvent droits, prennent parfois une forme plus ou moins irrégulière. Les quatre chromosomes, *e* et *f*, de même longueur (2,4 μ) se distinguent seulement par leur forme. La premiére paire, *e*, est en « V » ouvert alors que la seconde, *f*, a l'aspect d'un « U ». Les trois dernières paires, *g*, *h*, *i*, sont des bâtonnets plus ou moins incurvés. Des différences de longueur : 1,8 μ pour *g*, 1,5 μ pour *h* et 1,2 μ pour *i*, permettent de les reconnaître.

Tous ces chromosomes ont sensiblement la même épaisseur (0,4 μ).

Source : MNHN, Paris

2. *Musa sumatrana :*

Les 22 chromosomes dénombrés forment des plaques équatoriales qui atteignent le plus souvent 8 μ de diamètre; leur épaisseur dépassent légèrement 0,4 μ (pl. IX, fig. 12 et Pl. XIX, photo 7). Parmi ceux-ci, nous en distinguons :

— 4 grands en forme de « U » et dont la longueur est voisine de 2 μ;

— 1 couple en bâtonnets droits légèrement moins longs. ayant vraisemblablement deux bras inégaux;

— 1 autre couple, en « V », isobrachiaux de 1,6 μ de long et qui présentent un étranglement au niveau du centromère.

Les seize autres chromosomes, en bâtonnets plus ou moins arqués, ont des tailles comprises entre 1,6 μ et 1,2 μ.

Le nombre important de métaphases rencontrées dans une même coupe permet de penser que ce stade est relativement long. Par contre, l'extrême rareté avec laquelle il nous a été possible d'observer des images anaphasiques et télophasiques nous font supposer que ces stades se déroulent très rapidement, chez cette plante.

B. Anaphase.

Chez toutes les Musacées observées autres que les *Heliconia*, les chromosomes-fils commencent par dégager leurs bras de la plaque équatoriale. Une fois ces derniers dédoublés, les régions centromériques quittent à leur tour l'équateur. Les images d'anaphases avancées nous montrent que les chromosomes en « V » ont leurs pointes tournées vers les pôles fusoriaux. Il s'est donc produit un phénomène de bascule amenant les bras des chromosomes à demeurer en arrière des centromères.

En coupe transversale, à ce stade, on observe des petites masses faiblement chromatiques indiquant que tous les bras chromosomiques ont une section circulaire. Leur nombre est toujours inférieur au double du nombre des chromosomes. C'est ainsi que chez l'*Ensete Gilletii* on en peut compter une trentaine.

A leur arrivée aux pôles, les régions centromériques se rapprochent les unes des autres et les bras des chromosomes tendent à prendre une position plus ou moins rayonnante.

Chez les *Heliconia*, en raison de la faible taille des chromosomes les phénomènes sont moins facilement observables. Très rapidement on distingue deux bandes chromatiques parallèles traînant derrière elle un ou deux bras chromosomiques dépassant à peine et s'éloignant l'une de l'autre d'une manière à peu près symétrique par rapport au plan équatorial dans le complexe en forme de fuseau où se déplacent les chromosomes.

2. Stades nucléaires.

A. Télophase.

Lorsque la membrane nucléaire est réapparue, on constate chez toutes les espèces que les chromosomes perdent leur individualité. Il ne reste bientôt plus dans le noyau-fils que quelques chromocentres plus ou moins gros, tous faiblement chromatiques, qui sont rapidement refoulés vers la périphérie à l'apparition des nucléoles, généralement deux. La fusion de ces derniers marque la fin de la télophase. A ce stade la taille du noyau relativement encore exigüe ne permet pas toujours d'observer clairement le réticulum. Cependant au voisinage des chromocentres on constate toujours la présence de filaments fins présentant une coloration rose pâle après la réaction de Feulgen.

Source : MNHN, Paris

B. Interphase.

Toutes les espéces observées, quel qu'en soit le genre, ont toutes des noyaux disréticulés á chromocentres. Mais en raison des dimensions variées des chromosomes qui les caractérisent, il existe des différences aussi bien dans l'aspect, la taille, le nombre des chromocentres que dans la densité du réseau dont les filaments sont aussi plus ou moins colorés et plus ou moins nets.

Chez le *Strelitzia reginae* (Pl. IX, fig. 1), comme chez le *Ravenala madagascariensis* (Pl. IX, fig. 2), l'enchylème demeure clair aprés la réaction de Feulgen. Il est traversé par des filaments chromatiques rose pâle traçant un réseau irrégulier bien caractérisé, même avec le fixateur de Helly. Sur ce réticulum, se détachent çá et là, parce que trés rouges, des chromocentres : une dizaine chez le premier, assez gros (0,5 μ environ de diamétre), dont deux ou trois, grossiérement en forme d'olive, paraissent plus importants; sept á huit chez le second, et bien plus grêles (ils ont un diamétre de 0,3 μ). Il ne semble pas y avoir habituellement chez le *Strelitzia* ces chromocentres voisins du nucléole qui avaient attiré l'attention de Doulat (1964).

Les deux *Heliconia* ont des noyaux somatiques peu chromatiques. Une dizaine de chromocentres réduits à des points, d'un rouge pâle aprés la réaction de Feulgen, se trouvent çà et lá sur le lacis rosâtre d'un semi-réticulum, peu dense et seulement net par place, comme s'il se perdait dans l'enchyléme qu'il teinte d'un rose léger (Pl. IX, fig. 3 et 4 *a*).

Le *Musa* et l'*Ensete* ont des structures nucléaires voisines. Chez eux le caryoplasme entourant un nucléole homogène et unique est structuré, plus nettement chez le premier que chez le second, légèrement teinté en rose, après la réaction nucléale de Feulgen; on y observe des chromocentres aux contours plus ou moins nets, une douzaine chez l'*Ensete*, dix-huit á vingt chez le *Musa*, apparemment reliés entre eux par de fins filaments qui figurent un réseau à larges mailles inégales (Pl. IX, fig. 5 *a* et 6 *b*).

Nous trouvons donc chez les Musacécs, des noyaux correspondant aux différents types de ce que Mlle Delay appelle des noyaux semi-réticulés chromocentriques.

C. Les noyaux quiescents.

Chez les *Heliconia*, les noyaux quiescents restent semi-réticulés; très souvent d'une taille réduite, ils n'ont pratiquement plus de chromocentres; il n'en reste plus que trois ou quatre, peu colorés. Mais les mêmes filaments du réseau se détachent sur l'enchylème devenu incolore.

Les noyaux quiescents dans les tissus différenciés du *Strelitzia reginae* sont beaucoup plus petits que les noyaux interphasiques. Très souvent ils prennent des formes irrégulières. Le réseau y est nettement marqué et on remarque à côté des chromocentres normaux, de deux à quatre grosses masses chromatiques allongées qui correspondent vraisemblablement à l'apparition de chromocentres composés, résultat de l'alignement de plusieurs chromocentres simples tels qu'ils existent dans les noyaux interphasiques.

Chez l'*Ensete* et le *Musa* on constate également que les noyaux des tissus différenciés sont près de deux fois plus petits que les noyaux méristématiques. L'enchyléme y apparaît plus nettement structuré et les chromocentres sont beaucoup plus chromatiques. (Pl. IX, fig. 6 *a*, chez le *Musa*).

D. Prophase.

Le déroulement de la prophase, chez ces végétaux, s'effectue suivant les processus habituels des noyaux semi-réticulés à chromocentres. Les seules différences observées sont liées aux dissemblances des structures interphasiques, liées surtout á la densité apparente du réseau : lá où il est le plus net, lá se formeront des filaments

Source : MNHN, Paris

chromatiques, plus longs et souvent aussi plus colorés, donnant en définitive également des chromosomes plus grands. Il suffit vraisemblablement de décrire ce stade chez une seule espèce qui présente justement une évolution particulière du nucléole : l'*Ensete Gilletii*.

Le début de la prophase se manifeste par un gonflement du noyau. Corrélativement, sa coloration s'éclaircit. Les quelques mailles du réticulum visibles dans le noyau interphasique s'estompent, tandis que progressivement à partir des chromocentres se constituent des filaments peu chromatiques d'abord, plus ou moins longs, s'épaississant et uniformisant leur coloration. Rapidement la position des chromocentres sur ces bandes n'est plus décelable (Pl. IX, fig. 5 *b*).

Chez cette espèce, dans la majorité des cas, le nucléole, au cours de la prophase, s'étire, puis se scinde en deux sphères d'inégale importance. Autour d'elles, à la fin de ce stade, et chez les autres Musacées, autour du nucléole demeuré unique, se groupent les « préchromosomes », alors très nettement colorés et dont la forme obtenue par contraction et spiralisation de chacune des bandes chromatiques, rappelle déjà celle des chromosomes métaphasiques.

La disparition brutale du nucléole ou des nucléoles, ainsi que celle de la membrane nucléaire, est suivie par la disposition des chromosomes sur un même plan.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

1. La structure nucléaire.

Les Musacées étudiées ici, quel que soit le genre, possèdent des noyaux disréticulés chromocentriques : l'enchylème parfois légèrement teinté en rose pâle est traversé par des filaments chromatiques plus ou moins ténus, plus ou moins nettement discernables représentant les éléments d'un réseau léger, sur lesquels se trouvent des chromocentres. On a là ce que C. DELAY nomme des noyaux semi-réticulés à chromocentres. C'est le type que décrivaient, déjà en 1934, sommairement EICHHORN et FRANQUET, puis en 1935, avec plus de détails le premier, chez le *Musa Ensete* (il convient de l'appeler maintenant *Ensete ventricosum* (*Velw.*) *Cheesman* depuis que CHEESMAN en 1947 a montré la valeur de ce genre créé en 1862 par HORANINOV, qui avait lui-même nommé cette espèce *Ensete edule*, que KOUPRIIANOVA (1955), d'après les caractères palynologiques, BAKER et SIMMONDS (1953), puis SIMMONDS (1960 *a*), d'après les données caryologiques en ont confirmé le bien-fondé).

EICHHORN voit en effet, après fixation, soit au liquide de Helly, soit au mélange de NAWASHIN, et coloration par l'hématoxyline, des granulations (les chromocentres) « disposés à travers la cavité nucléaire, sans ordre apparent, et il semble bien que ce soit elles que signala TISCHLER dans son étude sur le *Musa* (1910) au cours de laquelle d'ailleurs, il n'envisagea pas le cycle évolutif du chromosome somatique, ni les rapports possibles entre chromocentres et chromosomes. Outre ces granulations et le fond peu chromatique, qui paraît bien être toutefois un réseau, il existe un volumineux nucléole placé généralement au centre de la cavité nucléaire (fig. 9) ». Sur cette figure le réticulum apparaît nettement esquissé.

Chez le *Strelitzia reginae*, le réseau est toujours nettement apparent, aussi bien après le fixateur de Nawashin qu'après celui de Helly. Cependant DOULAT (1946) ne l'a point observé chez cette même espèce. Il écrit en effet : « les euchromocentres fortement rouge violacé intense (après coloration combinée par la méthode de Feulgen et le vert lumière), appliqués à la périphérie du nucléoplasme ne repose sur aucun réseau chromatique... » Il admet pourtant que les plus gros chromocentres semblent avoir « une structure hétérogène chromonématique » et signale que le nucléoplasme a des « reflets verdâtres ou rosés très atténués ».

Source : MNHN, Paris

Nous retrouvons ici la difficulté souvent signalée de reconnaître ou non la présence du « semi-réseau » quand on se trouve en présence de ce type de noyau. Nous pensons cependant qu'il est difficile d'admettre les conclusions de DOULAT, car l'existence du réseau est incontestable, dans les noyaux interphasiques et plus nette encore dans les noyaux quiescents.

Les *Heliconia* ont des noyaux semi-réticulés, mais chez eux, le réseau, toujours peu coloré, est lâche, comme si les filaments devenant bientôt trop fins pour demeurer visibles se perdaient dans l'enchylème, qui apparaît alors teinté en rose après la réaction de Feulgen.

Les noyaux des *Heliconia* sont remarquables aussi par la réduction du nombre des chromocentres, et par leur volume toujours fort réduit. Ils se distinguent ainsi des autres Musacées chez qui les chromocentres sont généralement bien visibles et très colorés, et de dimensions appréciables avec un micromètre oculaire. Ils sont aussi très souvent de tailles différentes : le plus grand nombre d'entre eux ont un aspect de petites boules, mais quelques-uns sont ovoïdes et nettement plus importants. Chez le *Musa* et l'*Ensete*, comme chez le *Ravenala*, ils sont moins nombreux que les chromosomes. Chez le *Strelitzia* au contraire leur nombre atteint souvent celui des chromosomes, comme l'avait remarqué DOULAT.

Il apparaît donc, en conclusion de cette étude que les Musacées étudiées possèdent des noyaux disréticulés du type B (chromocentres moins nombreux que les chromosomes), à l'exception de ceux du *Strelitzia reginae* qui appartiennent au type C (chromocentres et chromosomes pouvant être aussi nombreux).

2. Les chromosomes, leurs rapports avec la structure nucléaire.

Si nous nous référons ici encore à la classification des chromosomes proposée par Cécile DELAY (*loc. cit.*), en utilisant leur longueur comme critère, les chromosomes des Musacées observés ici peuvent être appelés « courts » puisqu'ils n'atteignent pas habituellement 3 μ. Selon cet auteur, les plantes possédant de tels chromosomes doivent avoir des noyaux appartenant soit au type aréticulé, soit au type semi-réticulé. Les genres *Musa*, *Ensete*, *Ravenala*, comme on pouvait le supposer, ayant des chromosomes relativement grands, possèdent effectivement des noyaux semi-réticulés. Il paraît également normal d'admettre cette structure nucléaire pour le *Strelitzia reginae*, remarquable par ses chromosomes dont deux au moins pourraient être qualifiés de « moyen » puisqu'ils mesurent 3,5 μ, que quatre autres ont nettement 3 μ et que les plus petits atteignent 2 μ. De telles dimensions chromosomiques ne paraissent guère compatibles avec les noyaux aréticulés que lui attribuait DOULAT.

3. La mitose.

L'examen de la mitose chez les Musacées montre quelle se déroule suivant le schéma classique caractéristique des noyaux semi-réticulés. EICHHORN, dès 1935 (*loc. cit.*), en avait reconnu les principales étapes, bien qu'il ne connaisse point encore la structure chromonématique des chromosomes.

DOULAT (*loc. cit.*) s'est spécialement intéressé au devenir des chromocentres situés au voisinage du nucléole chez le *Strelitzia reginae* afin de savoir s'ils correspondaient aux satellites portés par deux des quatorze chromosomes observés chez cette espèce. Il constate qu'il lui est impossible « d'affirmer la présence d'un tractus coloré reliant ce nucléole avec les granules chromatiques voisins », qui donneraient à ceux-ci un caractère de satellites. Mais il estime qu'au cours de la prophase il y a des contacts indubitables entre certaines régions des branches achromatiques des filaments chromosomiques en voie de formation et le nucléole en voie de décoloration. Il ne nous a pas été possible de déceler de tels contacts. Certes il peut y en avoir au moment où les filaments peu chromatiques parcourent tout le volume nucléaire, mais ils ne semblent

Source : MNHN, Paris

dus qu'à l'encombrement de ce volume sans avoir une valeur fonctionnelle. De même nous n'avons pu voir les chromocentres toujours placés au voisinage des nucléoles; il arrive d'y en avoir, mais cela paraît fortuit.

Chakravorti, qui utilise la méthode de coloration mise au point par Semmens et Bhaduri (1939), observe à la télophase chez divers *Heliconia* l'apparition de nombreux petits nucléoles (généralement une douzaine) qui se formeraient aux niveaux des « constructions nucléolaires » portées par plusieurs chromosomes, qu'il reconnaît munis de satellites ou de constrictions secondaires, ou encore d'appendices ténus correspondant aux filaments attachant des satellites maintenant perdus. Il ne nous a pas été possible, avec les techniques employées ici de vérifier ce phénomène.

Par contre il convient de signaler que le nucléole, chez l'*Ensete Gilletii*, s'étire au cours de la prophase et se scinde en deux masses inégales, demeurant jusqu'au moment où les « préchromosomes » vont se disposer en plaque équatoriale.

4. **Liste des nombres chromosomiques.**

Il ne nous paraît pas nécessaire de présenter ici tous les nombres chromosomiques déterminés chez les *Musa;* en effet les monographies de Simmonds (1962-1966) et ses nombreuses notes ont rassemblé tous les résultats connus à leur sujet. Il suffit de rappeler quelques dénombrements concernant des Bananiers sauvages.

SOUS-FAMILLE 1 : STRÉLITZIOIDÉES

	n	2*n*	
Tribu 1 : Ravénalées.			
Ravenala madagascariensis Ada	11	22	Cheesman, Larter 1935. Simmonds 1954.
		22	Sharma, Bhattacharyya 1954.
		22	Sato 1960.
		22	Hamel.
Tribu 2 : Strélitziées.			
Strelitzia reginae Banks.		14	Cheesman, Larter 1935.
		14	Doulat 1946.
		14	Sato 1960.
		14	Hamel.
S. Nicolai Regel et Kein.		14	Sato 1960.
S. augusta Thunb.		22	Cheesman, Larter 1935.
	11 II ou 1IV + 9II		Simmonds 1954.
		22	Sato 1948 et 1960.
Tribu 3 : Héliconiées.			
Heliconia Bihai L.		24	Cheesman, Larter 1935.
		12	Simmonds 1954.
		24	Chakravorti 1960.
H. *aurea-striata* Hort. (= *H. Bihai*).		24	Venkatasubban 1946.
H. humilis Jacquin.		24	Hamel.
H. nutans R. E. Woodson.		24	Hamel.
H. brasiliensis Hook.		24	Venkatasubban 1946.
H. psittacorum L. f.		24	Cheesman, Larter 1935.
		24	Chakravorti 1960.

Source : MNHN, Paris

	n	*2n*	
H. brevispatha Hook. f.		24	Cheesman, Larter 1935.
H. illustris Hort.		24	Venkatasubban 1946.
H. insignis Sesse et Moc.		24	Cheesman, Larter 1935.
H. rubra.		26	Venkatasubban 1946.
		24	Chakravorti 1960.
H. sp. II.		24	Chakravorti 1960.
H. sp. I.		22	Chakravorti 1960.
H. cheesmanii Van Hoote		22	Cheesman, Larter 1935.
H. metallica Planch. et Linden.		16, 18, 20, 22.	Agharkar, Badhuri 1935
		22	Chakravorti 1960.

SOUS-FAMILLE II : MUSOIDÉES

Tribu 4 : Musées.

Ensete ventricosum (Velw.) Cheesman (= *E. edule* Horan).		18	Cheesman, Larter 1935. (3).
		18	Venkatasubban 1946 (3).
E. ventricosum var. Abyssinian.		20	White 1928 (3).
E. ventricosum (= E. buchanani).		18	Janaki Ammal 1945 (3).
E. ventricosum (= E. daryae).		18	Dodds 1945 (3).
E. Gilletii (de Wild.) Cheesman.		18 (?)	White 1928 (3).
		18	Dodds 1945 (3).
		18	Guillemet.
Section I : Australimusa :			
Musa textilis Née.		20	Cheesman, Larter 1935.
	9II + 2I		Simmonds, Dodds 1949.
M. textilis, diverses variétés.	10	20	Pancho, Capinpin 1960.
M. textilis, var. Minay.		21	Pancho, Capinpin 1960.
M. textilis, var. Minay.		20	Valmayor *et alii* 1956.
M. textilis, deux variétés.		22	White 1928.
M. peekelii Lauterb.		20	Simmonds, Dodds 1949.
M lalodensis Cheesman.	10II	20	Simmonds, Dodds 1949.
Section II : Callimusa :			
Musa coccinea Andr.		20	Cheesman, Larter 1935.
	10II	20	Simmonds, Dodds 1949.
M. violascens Ridl.		20	Simmonds, Dodds 1942.
	10II		Simmonds, Dodds 1949.
M. borneensis Becc.		20	Cheesman 1945.
	10II	20	Simmonds, Dodds 1949.

(3) Les plantes sont toutes appelées *Musa* par les caryologistes qui les ont étudiées.

Source : MNHN, Paris

	n	2*n*	
Section III : Eumusa :			
Musa itinerans Cheesman.	11II	22	Simmonds, Dodds 1949.
M. Basjoo Sieb. et Zucc.	11		d'Angremond 1914.
	11II	22	Cheesman, Dodds 1942.
	11II	22	Simmonds, Dodds 1949?
M. schizocarpa Simmonds		22	Morinaga *et alii* 1929.
M. balbisiana Colla.	11II ou 10II + 2I	22	Simmonds, Dodds.
M. nagensium Prain.	11II	22	Wilson 1946.
M. acuminata Colla.		22	Cheesman, Larter 1935.
	11II		Simmonds 1954.
		33	Simmonds, Shepherd 1955.
M. acuminata ssp. *malaccensis* (Ridl.) Simmonds		22	Cheesman 1931.
		22	Cheema, Bhat 1936.
M. acuminata ssp. *banksii* (F. Muell.) Simmonds.		22	Dodds 1954.
M. acuminata divers clones.	11II	22	Dodds 1943.
M. sumatrana Becc.		22	Guillemet.
Section IV : Rhodochlamys :			
Musa ornata Roxb.	11II parfois 10II + 2I	22	Simmonds, Dodds 1949.
M. lateritia Cheesman.	11II	22	Simmonds, Dodds 1949.
M. velutina Wendl et Drude.	11II		Simmonds, Dodds 1949.
		22	Thomas 1945.
M. sanguinea Hook.	11II		Simmonds, Dodds 1949.
Insertae sedis.			
Musa beccarii Simmonds.	7II + 1IV ou 9II	18	Shepherd 1959.
M. ingens Simmonds.		14	Shepherd 1959.

5. Essai de classification caryo-taxinomique des Musacées.

La discussion précédente a montré que la structure nucléaire paraissait être homogène chez les Musacées; l'examen de la liste des nombres chromosomiques fait apparaître qu'ils sont différents d'un genre à l'autre et parfois même à l'intérieur d'un genre. Aussi convient-il d'examiner maintenant si, à travers cette apparente diversité, il existe une réelle unité au sein de la famille permettant de la garder telle qu'elle est généralement admise ou s'il y a suffisamment de différences pour justifier le découpage proposé en plusieurs familles.

Pour commencer cette discussion, nous devons rechercher quels sont les nombres chromosomiques de base pour chaque genre en les replaçant dans leur cadre taxinomique habituel.

Source : MNHN, Paris

1. STRÉLITZIOIDÉES

a. Ravénalées.

Cette tribu compte deux genres ou trois, si l'on admet les vues de Nakai (1948). Il n'est pas possible de résoudre actuellement le problème ainsi posé, puisque seul le *Ravenala madagascariensis* a fait l'objet de plusieurs études caryologiques. Tous les auteurs ont compté 22 chromosomes somatiques et Simmonds (1954) 11 bivalents au cours de la méiose observée dans les cellules mères du pollen. La description de ces chromosomes donnée ici est proche de celle proposée par Sato (1960).

Celui-ci reconnaît en effet deux chromosomes plus grands que les autres correspondant à ceux que nous avons observé (on les retrouve sans peine sur la figure 25 présentée par Cheesman et Larter en 1935), puis deux paires de chromosomes isobrachiaux ce sont les chromosomes *b* et *c*, reconnaissables aussi sur le dessin de Cheesman et Larter. Il signale, comme nous, l'existence de huit chromosomes hétérobrachiaux ayant, par rapport aux autres chromosomes de l'équipement, une taille moyenne; nous n'avons jamais observé sur deux d'entre eux les doubles satellites figurés par Cheesman et Larter. Enfin il recense huit chromosomes, légèrement plus petits, dont les centromères semblent être médians, ressemblant à ceux que nous avons vus.

Cheesman et Larter estiment que cette espèce doit être diploïde, et Simmonds paraît confirmer ce point de vue en constatant que la méiose ne présente pas d'anomalies. Certes il semble à peu près certain que cette espèce a pour nombre de base $x = 11$. Mais s'agit-il d'un nombre de base primitif ou d'un nombre dérivé d'un nombre de base commun à toutes les Musacées? Il ne pourra en être décidé qu'après l'examen de chacun des genres dont l'étude caryologique a été faite.

b. Strélitziées.

Le genre unique *Strelitzia* compte actuellement 4 espèces dont 3 ont été examinées du point de vue de la caryologie.

Sato trouve 14 chromosomes chez le *S. nicolai*, et chez le *S. reginae*. Il pense que le caryotype est très semblable chez ces deux espèces. La description qu'il en donne pour le *S. reginae* est très proche de la nôtre. Il est possible de retrouver également les 7 paires de chromosomes sur la figure 28 de Cheesman et Larter. Cependant Sato ne signale pas la présence de satellites sur une des paires. Doulat, comme Cheesman et Larter l'ont comme nous observée. Mais ceux-ci les trouvent portés sur les chromosomes les plus grands alors que nous ne les avons jamais reconnus qu'attachés à des chromosomes moyens. Le nombre de base semble être $x = 7$ pour ces deux espèces.

Par contre le *S. augusta* possèdent 22 chromosones somatiques dont la description a été donnée par Cheesman et Larter, qui dessinent (fig. 26) des chromosones à peine moins longs que ceux des espèces précédentes, et par Sato (fig. 5) qui signale au contraire combien ils paraissent courts quand on les compare à ceux des deux autres *Strelitzia*. Cette espèce est-elle diploïde avec un nombre de base égale à $x = 11$? Cheesman et Larter ne répondent pas à cette question qu'ils posent. Simmonds (loc. cit.) constate de son côté que la méiose est très souvent irrégulière chez cette espèce : dans 95 % des métaphases I observées par lui, il y a un tétravalent à côté des neuf bivalents. Cette anomalie est souvent suivie d'une non-disjonction en anaphase 1, entraînant un certain degré de stérilité.

Signalons enfin que Cheesman et Larter (*loc. cit.*) ont observé $2n = 17$ chez un hybride horticole, le *S. kewensis*.

Le genre *Strelitzia* semble donc avoir actuellement deux nombres de base $x = 7$ et $x = 11$. Il conviendra de rechercher s'ils peuvent dériver l'un de l'autre, comme l'a supposé, par exemple, Chakravorti, constatant que les chromosones du *S. angusta*

Source : MNHN, Paris

sont nettement plus courts que ceux du *S. reginae* (sur les dessins de CHEESMAN et LARTER les chromosomes les plus longs du premier ont environ 1,9 μ alors qu'ils mesurent sensiblement 3 μ chez le second), à la suite de la fragmentation de plusieurs chromosomes au niveau des constrictions secondaires.

c. HÉLICONIÉES.

Cette tribu ne compte que le seul genre *Heliconia*. Il ne semble pas, en effet, que la proposition de NAKAI (1948*b*) de séparer les *Heliconia* du Nouveau Monde de ceux de l'Ancien Monde, qui devraient être appellés *Heliconiopsis* (ceux-ci seraient caractérisés par des pétioles plus grands, des bractées plus longues et plus larges, des fruits ayant des loges plus grandes et un axe plus grêle) ait été retenue.

La plupart des caryologistes ayant observé la mitose des *Heliconia* ont été frappés par la taille réduite des chromosomes qu'ils possèdent et qui les distinguent des autres Strélitzioidées.

La majorité des *Heliconia* étudiés ont 24 chromosomes somatiques; CHAKRAVORTI a retrouvé ce nombre chez le *H. rubra*, chez qui VENTAKASUBBAN, en 1945, en avait compté 26. Cependant l'*H. seemanii* d'après CHEESMAN et LARTER, comme l'*H. metallica* et *H. sp.I* étudiés par CHAKRAVORTI, n'en ont que 22. Chez le *H. metallica* d'ailleurs AGHARKAR et BHADURI avaient trouvé qu'à côté de plaques équatoriales présentant ce nombre, il y en avait d'autres montrant 16 ou 18 ou 20 chromosomes. Il est remarquable que chez toutes les espèces à 22 chromosomes, il en existe deux beaucoup plus longs que les autres : ceux-ci chez le *H. Cheesmanii*, d'après la fig. 24 donnée par CHEESMAN et LARTER mesurent sensiblement 2,5 μ alors que les plus grands d'entre les vingt autres n'atteignent pas 1,54 μ; chez les *H. metallica*, des deux grands chromosomes ont près de 3 μ, alors que leurs partenaires de l'équipement ont une taille variant entre un peu moins de 1 μ et un peu plus de 2 μ. Ils atteignent 4,5 μ chez le *H. sp.* examiné par CHAKRAVORTI.

Chez tous, les chromosomes sont remarquables par la netteté de leur constriction primaire, décelable chez les plus petits d'entre eux, et par la présence de constrictions secondaires souvent visibles.

CHEESMAN et LARTER pensent que les *Heliconia* ayant 24 chromosomes sont diploïdes. Ils ont souvent trois paires de petits chromosomes, une seule paire de chromosomes munis de satellite. Ils supposent également que vraisemblablement les grands chromosomes du *H. Cheesmanii* seraient le résultat de la combinaison de deux chromosomes plus petits. Le nombre de base normal serait $x = 12$. Mais on peut certes supposer le contraire, comme ils le signalent. Et c'est l'hypothèse que retiendrait volontiers CHAKRAVORTI, car il pense justement que la fragmentation des chromosomes doit jouer un rôle important dans l'évolution d'un genre. Pourtant il finit par admettre que le nombre de base originel pour le genre est $x = 4$, car il pense voir dans de nombreuses télophases se former 12 nucléoles élémentaires correspondant à 6 paires de chromosomes ayant des satellites ou des constrictions secondaires, ou des restes de filaments satellifères.

L'examen des plaques équatoriales chez les *H. nutans* et *H. humilis* montre au contraire que les 24 chromosomes peuvent être groupés par doubles paires, ce qui conduit à supposer que le nombre de base originel pourrait être pour eux x = 6. Cette impression paraît être confirmée par le fait que les chromosomes des *H. aureostriata* (= *H. Bihai*), *H. brasiliensis*, *H. illustris*, tels que les dessine VENTAKASUBBAN (fig. 1, 2 et 3) peuvent être assemblés par groupes de quatre. Toutefois il n'y a que deux chromosomes satellifères chez le premier. Il en est de même sur les dessins 19, 20, 21 et 22 donnés par CHEESMAN et LARTER pour les *Heliconia brevispatha*, *H. insignis*, *H. aurantiaca* et *H. Bihai* qui n'ont tous que deux chromosomes munis de satellites.

Source : MNHN, Paris

Mais cela s'explique peut-être par le fait que ce ne sont pas des espèces ayant pour origine une autotétraploïdie.

Simmonds de son côté constate que la méiose est régulière chez le *H. Bihai* qui présente toujours 12 bivalents dans les cellules-mères du pollen. Au contraire il trouve quelquefois chez le *H. psitaccorum* (deux cas contre treize normaux) 2 univalents à côté de 11 bivalents.

2. MUSOIDÉES

Il semble vain de reprendre ici une longue discussion à propos des genres *Ensete* et *Musa* après les remarquables travaux de Cheesman, de Simmonds et de leurs collaborateurs. Il paraît difficile actuellement de ne pas accepter l'opinion de ce dernier sur les nombres chromosomiques de base qu'il convient d'attribuer à ces deux genres, puisque les résultats taxinomiques sont vérifiés dans leur majorité par les recherches caryologiques. Nous ne ferons que résumer les conclusions présentées par celui-ci dans son ouvrage de 1962 : « The evolution of the Bananas ».

Le genre *Ensete* est défini par $x = 9$. La plante étudiée ici, l'*Ensete Gilletii*, possède normalement 18 chromosomes.

Le genre *Musa* est divisé en quatre sections se regroupant par deux aussi bien par leurs caractères tant morphologiques que caryologiques et de trois espèces sauvages ayant des caractères particuliers ne permettant pas de les ranger dans les sections précédentes.

Le premier groupe comprend les *Musa* dont le nombre de base est $x = 10$: ce sont les *Australimusa* d'une part (*M. textilis*, *M. peckelii*, *M. lolodensis*...) et les *Callimusa* (*M. coccinea*, *M. violascens*, *M. borneensis*). Le second groupe rassemble les bananiers comestibles qui se répartissent entre deux tribus : celle des *Eumusa* (*M. acuminata* et ses nombreuses sous-espèces, *M. itinerans*, *M. Basjoo*...) et celles des *Rhodochlamys* (*M. ornata*, *M. lateritia*, *M. velutina*, *M. sanguinea*...); toutes ces espèces possèdent 22 chromosomes. C'est à l'un d'eux que doit être rattaché le *M. sumatrana* examiné ici, puisqu'il présente 22 chromosomes. Les dimensions de ceux-ci correspondent sensiblement à celles que Cheesman et Larter attribuent aux chromosomes du *Musa acuminata*. Cependant il n'a pas été possible d'observer les nombreux satellites signalés chez cette espèce par ces auteurs. Convient-il de rattacher le *M. sumatrana* cultivé ici au *M. acuminata* comme le suggère Simmonds? Nous pensons préférable actuellement de le placer à son voisinage en lui laissant provisoirement son nom.

A côté de ces groupes bien définis par le nombre de leurs chromosomes, il existe un *Musa* possédant comme les *Ensete* 18 chromosomes, le *M. beccarii*, un autre qui est remarquable par ses 14 chromosomes somatiques, le *M. ingens*, l'autre enfin, le *M. lasiocarpa* dont les chromosomes ne semblent pas avoir été comptés depuis que Simmonds a résumé daus un schéma (schéma B) ses conceptions sur l'évolution des bananiers sauvages (1962, p. 72).

Il s'agit maintenant d'envisager comment a pu se mettre en place la famille des Musacées, s'il convient de la garder telle que la définit actuellement Melchior ou au contraire de la fragmenter en plusieurs familles indépendantes comme l'ont proposé plusieurs auteurs, Hutchinson, Nakai, Simmonds et tout récemment Tomlinson.

Il ne nous paraît pas utile de rappeler ici toutes les hypothèses proposées. En effet Tomlinson les a résumées et schématisées dans un tableau, publié en 1962, en présentant les conclusions de ses différents travaux sur l'anatomie des *Scitaminées*.

Tous les auteurs contemporains admettent d'isoler les Lowiacées. Hutchinson (1926, 1959) et Nakai (1941) estiment devoir réduire les Musacées aux seuls Bananiers (*Musa* et *Ensete*); mais, tandis que le premier groupe les *Heliconia*, les *Ravenala*, les *Phenakospermum* et les *Strelitzia* dans la famille des Strelitziacées, le second crée

Source : MNHN, Paris

pour les *Heliconia* la famille des Héliconiacées et rassemble les autres genres dans la seconde famille, qu'il appelle aussi Strélitziacées.

Après l'étude anatomique de plusieurs représentants appartenant à ces différents genres, TOMLINSON (1959), nous l'avons vu, admettait que les *Heliconia* n'avaient que de faibles liaisons avec les genres *Ravenala* et *Strelitzia* et jugeait leur parenté moins lâche avec les Musoidées; il pensait également que celles-ci avaient des relations plus étroites avec les *Ravenala* et les *Strelitzia* et que ces deux derniers genres, montrant de nombreux caractères voisins, avaient beaucoup d'affinités l'un pour l'autre. Allant plus loin en 1962, il fait sienne l'opinion de NAKAI et justifie l'existence des trois familles : Héliconiaciées, Strélitziacées et Musacées.

La caryologie apporte-t-elle une argumentation en faveur de l'opinion classique reprise par MELCHIOR ou, au contraire, une confirmation de la proposition faite par NAKAI, puis par TOMLINSON.

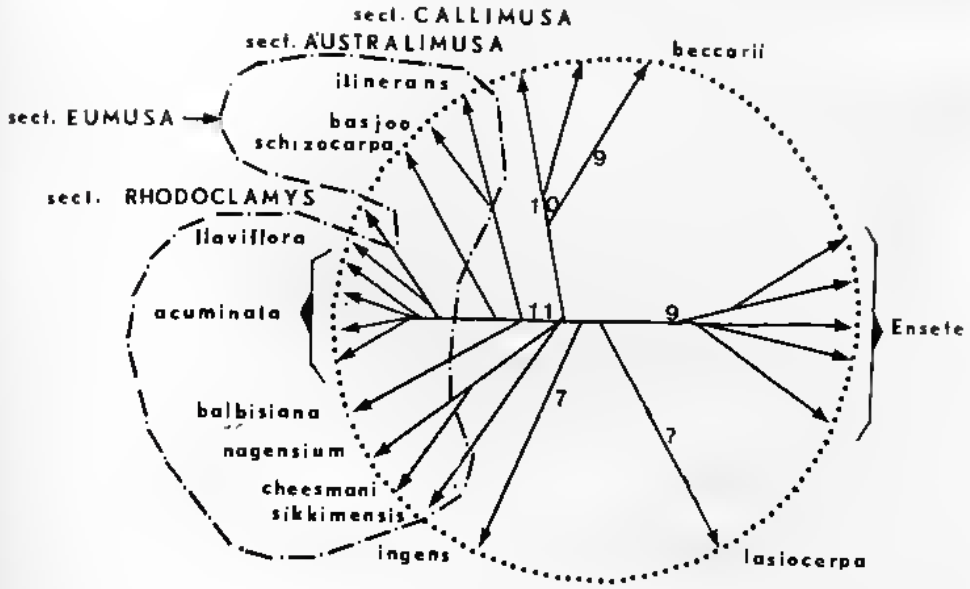


SCHÉMA B (d'après SIMMONDS)

VENKATASUBBAN (1945), après avoir constaté que les Musacées actuelles ont pour nombres de base : $x = 9$, $x = 10$, $x = 11$, $x = 12$, admet que ces nombres ne sont pas originels et qu'ils dérivent probablement d'un nombre de base primaire (« a primary basic number ») égal à 5, mais que les *Heliconia* ont $x = 4$ comme nombre primaire de base. C'est aussi l'opinion de CHAKRAVORTI au sujet des *Heliconia*.

SATO, quinze ans plus tard, propose pour l'ensemble des Scitaminées, les nombres primaires de base $x = 4$, $x = 5$ et $x = 6$ dont dériveraient tous les autres : $x = 9$, 10, 11, 12 et 13.

Personnellement nous constatons que les *Heliconia* observés ici ont, contrairement à ce que pensent VENKATASUBBAN et CHAKRAVORTI, pour nombre de base $x = 6$, que le *Strelitzia reginae* a $x = 7$, que le *Ravenala* et le *Musa* étudiés l'un et l'autre caractérisés par $x = 11$ et l'*Ensete* par $x = 9$. Les résultats donnés par d'autres caryologistes nous montrent que le *Strelitzia augusta* a pour nombre de base x = 11 et que les *Musa* ont aussi $x = 7$ et $x = 10$.

En nous appuyant sur l'étude présentée ci-après des Marantacées et des Zingibéracées, chez qui on peut admettre que le nombre de base primitif est respective-

Source : MNHN, Paris

ment $x = 4$ et $x = 3$, nous proposerons pour les Musacées un nombre de base ancestral $x = 4$, dont seraient dérivés les deux nombres primitifs $x = 3$ et $x = 5$ par perte ou gain d'un chromosome. A partir de ces trois nombres, des nombres de base secondaires se seraient constitués par addition : $x' = 6$ (3 + 3), $x' = 7$ (3 + 4), $x' = 9$ (4 + 5), $x' = 10$ (5 + 5) dont nous avons actuellement des représentants et peut-être $x' = 8$ (4 + 4) qui n'a pas encore été trouvé. Ceux-ci enfin auraient pu donner naissance à des nombres de base tertiaires dérivés d'eux soit par addition : $x'' = 9$ (6 + 3), $x'' = 10$ (6 + 4 ou 7 + 3), $x'' = 11$ (6 + 5 ou 7 + 4 ou 8 + 3), $x'' = 12$ (6 + 6 ou 9 + 3 ou 7 + 5 ou 8 + 4), soit par perte d'un chromosome, soit enfin par fragmentation de certains chromosomes comme l'ont supposé VENKATASUBBAN et SATO; il a pu arriver également que deux chromosomes, à la suite d'anomalies au cours de la mitose ou de la méiose, s'associent bout à bout pour n'en plus former qu'un remarquable par sa longueur, qui correspond alors sensiblement au double de celle d'un chromosome ayant une taille moyenne ou petite. Toutes ces combinaisons possibles ont été rassemblées dans le schéma 1.

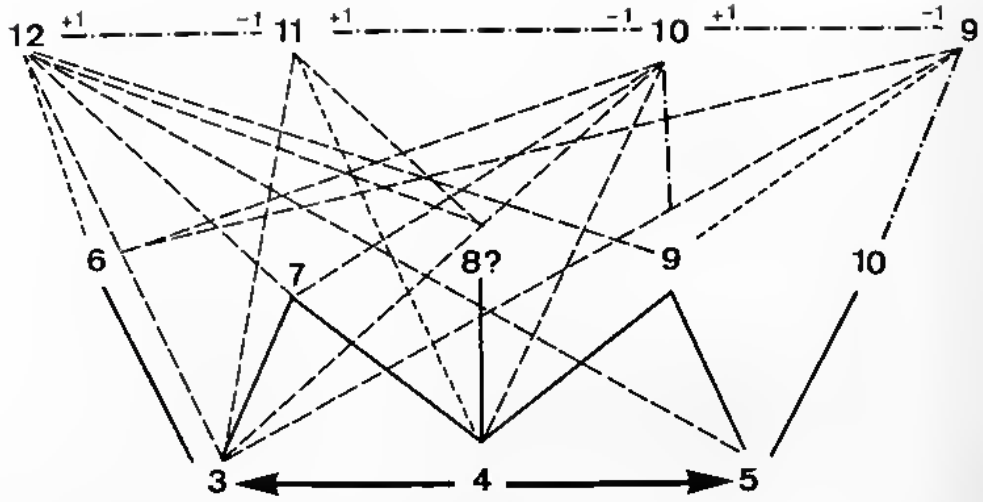


SCHÉMA 1

Selon toute vraisemblance, toutes ne sont pas réalisées chez les Musacées; il n'y en a que quelques-unes seulement, qu'il s'agit de découvrir.

Il apparaît aussitôt que, si les *Heliconia* actuels ont probablement pour nombre de base $x = 12$, que s'ils présentent également un certain nombre de doubles paires chromosomiques, ils ont dû avoir un nombre de base primitif qui pourrait être 6, vraisemblablement lui-même dérivé de $x = 3$. Cette constatation amène à supposer que les *Heliconia* se seraient détachés très tôt des autres Musacées et auraient commencé une évolution aboutissant aux espèces vivant actuellement, qui n'auraient ainsi qu'une part du génome ancestral. Leur isolement trouverait là une explication légitimant le point de vue de NAKAI et de TOMLINSON.

L'affinité existant entre les chromosomes homologues des deux équipements de base 6 serait à l'origine de la soudure de certains d'entre eux. Il n'existerait pas alors de différences fondamentales entre les espèces ayant normalement 24 chromosomes et celles, peu nombreuses, en possédant 22.

Les autres Musacées (*sensu lato*) dériveraient au contraire d'espèces ayant pour nombres de base secondaires $x = 7$ (4 + 3), $x = 9$ (4 + 5) et $x = 10$ (5 + 5).

Source : MNHN, Paris

Chez les *Strelitzia reginae* et *S. Nicolai* nous trouvons en effet $n = 7$; ils seraient ainsi les représentants les plus primitifs du genre, puisque le *S. augusta* a lui $n = 11$. Ce nombre aurait pour origine l'addition de 4 chromosomes aux sept autres et pourrait être interprété comme le résultat de la somme $(4 + 3) + 4$. Cette espèce serait alors plus évoluée que les deux autres, ayant un nombre de base tertiaire, si l'on admet la définition présentée plus haut.

Le *Ravenala madagascariensis*, qui serait primitif en raison du caractère fonctionnel de toutes ses étamines, ne le serait pourtant pas, puisqu'il est caractérisé lui aussi par un nombre de base tertiaire $x = 11$. Mais celui-ci a-t-il même origine que le précédent? Est-il le résultat de la somme $(4 + 3) + 4$ et l'on comprendrait alors les affinités très grandes constatées entre ces deux genres. Mais, elles ne seraient guère moins grandes si l'on admet que 11 correspond à la somme $(4 + 4) + 3$; *Ravenala* aurait alors un ancêtre caractérisé par le nombre de base $x = 8$ différent de celui des *Strelitzia*. Il serait fort intéressant de connaître le nombre des chromosomes des *Phenakospermum*, ce qui nous renseignerait peut-être à ce propos, à moins que ceux-ci, qui sont américains, aient une origine distincte comme le suppose NAKAI.

Chez les *Musa*, une seule espèce, dont les caractères morphologiques très particuliers conduisent SIMMONDS à penser qu'il s'agit d'une « isolated relict », le *M. ingens* possède, lui aussi, $x = 7 = (4 + 3)$. Originaire de la Nouvelle-Guinée, c'est sans doute la plus grande « herbe » existante (sa pseudo-tige a une hauteur de 10 à 15 m et une circonférence de 2 m à la base); il possède des graines rappelant celles des *Ensete* mais par les autres caractères, il appartient au genre *Musa*.

Les *Ensete* semblent parfaitement définis, aussi bien par leurs caractères morphologiques que palynologiques; ils sont également bien caractérisés par leur nombre de base lui aussi secondaire $x = 9 = (4 + 5)$. Ils représenteraient ainsi un groupe ancien et spécialisé, adapté à des conditions écologiques particulières, comme le remarque CHEESMAN (1947).

Parmi les *Musa*, le *M. beccarii* occupe une place spéciale, car il est seul à présenter comme nombre de base $x = 9$. SIMMONDS (1960) pense que cette petite plante (pseudo-tige de 10 à 15 dm) constitue dans doute à elle seule une section spéciale qu'il placerait (schéma de 1962) au voisinage de la section *Callimusa*; en effet, dit-il, elle présente « slight morphological reminiscences of *Callimusa* ». Comme elle ne peut être rapprochée des *Ensete*, peut-on penser qu'elle a pour ancêtres des plantes qui ont par ailleurs donné naissance aux *Callimusa* et sans doute aussi aux *Australimusa*, qui ont tous pour nombre de base $x = 10$. Mais à la suite de la perte d'une paire de chromosomes, elle serait détachée de cette souche. Par ailleurs SHEPHERD pense que la méiose parfois irrégulière dans les cellules-mères du pollen, chez une plante de cette espèce (chaîne de 3 ou 4 chromosomes) indique une certaine hétérozygotie à la suite d'une faible translocation, comme il en observe d'ailleurs chez de nombreux *Musa* cultivés, mais, remarque-t-il, c'est la première fois qu'un tel cas est signalé chez des plantes sauvages.

Les *Callimusa*, comme les *Australimusa*, sont caractérisés par leur nombre de base $x = 10$. Sans doute dérive-t-il par addition du nombre primaire $x = 5$.

Les *Eumusa* et les *Rhodochlamys* ont $x = 11$. Ce nombre de base tertiaire dérive sans doute des nombres plus anciens $x = 7$ et $x = 4$. SIMMONDS, en 1954 a montré qu'elles pouvaient être les relations existant entre ces deux sections : les seconds, d'origine plus récente, se seraient différenciés à partir de ce qu'il appelle « *acumina stock* » et qui correspond à l'ensemble spécifique du *Musa acuminata* groupant de nombreuses sous-espèces. Les autres espèces de ces deux sections sont plus étroitement délimitées.

Cet examen fait apparaître que les Musoidées semblent avoir des relations assez étroites avec les *Ravenala* et les *Strelitzia* puisqu'ils ont en commun les nombres de

Source : MNHN, Paris

bases primaires ou secondaires, $x = 4$, $x = 5$, $x = 7$. Cela donnerait raison à LANE qui groupe dans une même sous-famille cet ensemble de genre qu'il oppose aux Héliconioidées qui, selon lui, sont seules vraiment herbacées.

Mais si l'on reprend le schéma proposé par TOMLINSON (1937, p. 790), on constate qu'il estime y avoir plus d'affinités entre les *Musa* et les *Heliconia* qu'entre ceux-ci et le *Ravenala* d'une part, les *Strelitzia* d'autre part. Faut-il imaginer alors que la souche de base $x = 3$ intervient d'une manière plus grande que ne le laissait supposer notre interprétation précédente ($x = 3$ ne joue un rôle qu'associé avec 4 pour donner $x' = 7$) dans l'évolution des *Musa*. Par exemple $x'' = 10$ ne dériverait-il pas alors de $x = 3$ et $x' = 7$ dans un certain nombre de cas et non pas seulement de $x = 5$ par multiplication; $x'' = 11$ ne pourrait-il pas avoir parfois pour origine $x = 3$ et $x = 8$, ou $x = 5$ ou $x' = 6$ à côté de $x = 4$ et $x' = 7$. S'il en était ainsi les Bananiers auraient à la fois des affinités très étroites avec les *Strelitzia* et le *Ravenala* et de bonnes affinités avec les *Heliconia* par tout ce que leur apporterait la base 3, qui semble seule intervenir chez ces derniers. On aurait alors trois ensembles à la fois bien caractérisés et gardant pourtant tous une partie du patrimoine commun correspondant au fond primitif ayant pour base $x = 3$, $x = 4$ et $x = 5$ (schéma 2).

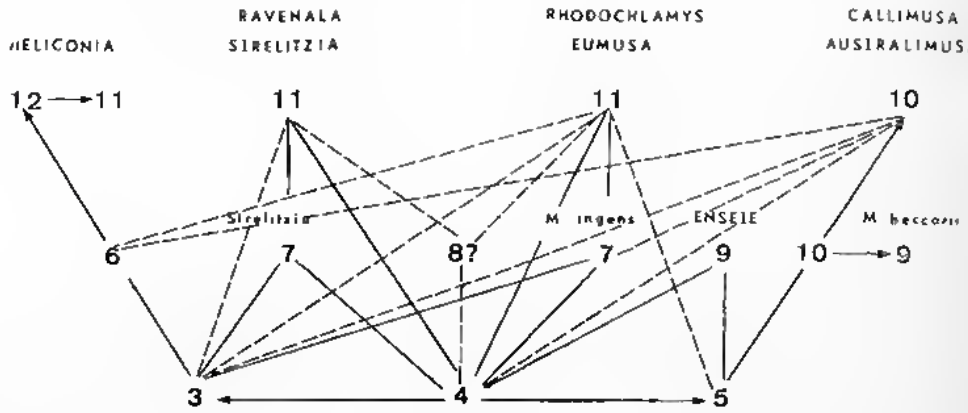


SCHÉMA 2

Dans l'état actuel de cette discussion et tout en reconnaissant le caractère conjectural de ces propositions nous pouvons attribuer à chacun de ces ensembles le rang de sous-familles : Strelitzioïdées (*Strelitzia*, *Ravenala*), Musoïdées (*Musa*, *Ensete*) et Héliconioïdées (*Heliconia*). Ce n'est qu'après avoir examiné l'ensemble des Scitaminées qu'il sera possible de dire, s'il faut ou non, souscrire aux idées de TOMLINSON et élever chacune d'elles au niveau des familles.

II. LES ZINGIBÉRACÉES

Si l'étude des Zingibéracées a fait, jusqu'alors, l'objet de nombreux travaux de dénombrements chromosiques, elle a par contre été délaissée en ce qui concerne l'analyse caryologique proprement dite. Quelques auteurs seulement se sont intéressés à la morphologie des chromosomes, mais aucune étude de la structure nucléaire n'a été faite dans cette famille.

Nous avons donc entrepris de déterminer quelques nombres chromosomiques nouveaux et de décrire les différents types de structure nucléaire rencontrés ainsi que la mitose.

Source : MNHN, Paris

Nous avons ensuite, en nous basant sur le résultat de ces observations et ceux des travaux déjà faits, tenté d'établir la phylogénie des différents genres étudiés.

La famille des Zingibéracées est connue depuis l'Eocène. Elle est actuellement représentée par 1 500 espèces environ, réparties en une quinzaine de genres. Presque toutes sont intertropicales : peu nombreuses en Amérique (les genres *Dimerocostus* et *Monocostus*, quelques représentants des genres *Costus* et *Renealmia*), elles sont par contre largement distribuées dans l'Asie méridionale et en Afrique.

Ce sont des végétaux herbacés, à feuilles lancéolées, à rhizomes ou racines souvent tubéreuses. Les fleurs, solitaires ou groupées en inflorescences, possèdent un calice tubuleux ou en cloche, ainsi qu'une corolle tubuleuse. L'androcée se réduit à une seule étamine fertile et à des staminodes. Le gynécée infère, à trois carpelles, se transforme en un fruit, capsule loculicide à trois valves (*Elettaria cardamomum*) ou baie (*Zingiber officinale*), qui contient des graines ailées à embryon droit et cylindrique.

*
* *

K. SHUMANN, en 1902, dans le « Pflanzenreich » d'ENGLER, divise les Zingibéracées en deux sous-familles qu'il subdivise elles-mêmes en tribus. Cette conception de la famille est encore celle de MELCHIOR en 1964. C'est l'ordre systématique que nous utiliserons pour la présentation de nos résultats et pour leur discussion :

SOUS-FAMILLE I : ZINGIBÉROIDÉES

TRIBU 1 : HÉDYCHIÉES.

Hedychium, Odontychium, Brachychilus, Conamomum, Camptandra, Kaempferia, Haplochorema, Gastrochilus, Hitchenia, Siliquamomum, Curcuma, Roscoea, Cautleya.

TRIBU 2 : GLOBBÉES.

Hemiorchis, Gagnepainia, Globba, Mantisia.

TRIBU 3 : ZINGIBÉRÉES.

Zingiber, Hornstedtia, Aframomum, Amomum, Phaeomeria, Elettaria, Cyphostigma, Aulotandra, Geostachys, Pommereschea, Burbidgea, Renealmia, Alpinia, Riedelia, Plagiostachys, Nanochilus, Rhynchanthus.

SOUS-FAMILLE II : COSTOIDÉES

Costus, Dimerocostus, Monocostus, Tapeinochilus.

Cependant NAKAI, dès 1941, reprenant une hypothèse que SCHUMANN avait proposée mais qu'il n'avait finalement pas voulu retenir, estimait devoir élever les Costoidées au rang de famille. Cette opinion est actuellement celle de TOMLINSON qui, en 1962, reconnaît suffisamment de caractères anatomiques distincts pour justifier la séparation d'une part des Zingibéracées réduites aux seuls Zingibéroidées et d'autre part des Costacées.

Source : MNHN, Paris

RECHERCHES PERSONNELLES

MATÉRIEL

Les espèces suivantes, cultivées dans les serres du Muséum, sur lesquelles nous avons uniquement prélevé des méristèmes de racines secondaires, ont fait l'objet de ce travail :

Espèces	Origine géographique
Hedychium maximum Rosc.	Inde.
Kaempferia involucrata King ex Bak.	Himalaya oriental.
Roscoea purpurea Smith.	Himalaya central et oriental.
Globba Winnitii C.H. Wright.	Siam.
Globba Schomburgii Hook. f.	Siam, Tonkin.
Zingiber officinale Rosc.	Inde, Malaisie.
Aframomum granum paradisi (Hook). K. Schum.	Afrique.
Elettaria cardamomum Maton.	Malabar et Java.
Burbidgea schizocheila Hort.	
Alpinia coerulea Benth.	Queensland.
Costus Lucanusianus J. Braun et K. Schum.	Afrique (4).

DESCRIPTION DES PHÉNOMÈNES CARYOLOGIQUES

Les différentes espèces étudiées ont révélé une très grande homogénéité de la structure nucléaire : la caryolymphe est envahie par un léger réseau de très fins tractus qui relient entre eux des points fortement chromatiques, plus ou moins volumineux, les chromocentres. Pour une même espèce, leur nombre n'excède jamais celui des chromosomes. Cette structure peut encore être classée dans le type des « noyaux semi-réticulés à chromocentres » tel que le définit C. Delay ou dans celui des « noyaux disréticulés à chromocentres moins nombreux que les chromosomes », si nous adoptons la terminologie de Poty et Hamel.

1. Stades chromosomiques.

A. Métaphase.

Chez toutes les espèces examinées ici, la métaphase est un stade typique qui ne comporte aucune anomalie : la membrane nucléaire et le nucléole, résorbés normalement en fin de prophase, ne se retrouvent plus à ce moment du cycle mitotique.

Les figures chromosomiques contenues dans les cellules parenchymateuses qui forment la couche la plus externe de la racine sont très souvent noyées dans des tannins et autres sécrétions gommeuses : elles sont de ce fait difficilement observables.

Les plaques somatiques les plus belles sont toujours situées dans les cellules du parenchyme sous-jacent, en raison de la taille de celles-ci. Cependant, il est aisé de vérifier que les chromosomes qui les composent sont identiques en nombre et en forme à ceux que l'on rencontre dans les cellules du cylindre central.

Les chromosomes métaphasiques, homogènes et très Feulgen-positifs, résultent d'un épaississement des filaments grêles et légèrement granuleux observés en prémétaphase.

(4) Cette plante a été récoltée par H. Rose en République Centre Africaine, où elle croît en abondance le long des routes et des pistes.

Source : MNHN, Paris

Grâce à leur étalement dans toute la cellule et à leur taille variant entre 0,8 et 3 μ selon les espèces, les plaques qu'ils dessinent sont très lisibles. Ils sont, de plus, disposés sur un seul plan; ce fait est confirmé par une observation en vue latérale qui montre une étroite bande chromatique bien rectiligne, ce qui prouve que les chromosomes somatiques disposent toujours d'une place suffisante dans le plan équatorial.

Chez une même espèce, ils sont tous sensiblement de la même longueur, par conséquent il est difficile de les reconnaître et de les apparier. Il ne nous sera donc pas permis d'établir des caryogrammes précis. Cependant, certains couples parfois se distinguent des autres, soit par leur forme, soit par leur taille et se retrouvent sur toutes les plaques : nous pouvons donc dire que la forme des chromosomes est constante chez une espèce donnée.

L'épaisseur, pour un chromosome est normalement constante, mais chez certains, un léger étranglement souligne la position du centromère. Parfois, les extrémités élargies révèlent un début de clivage; mais, le plus souvent, nous avons vu les chromosomes clivés sur toute leur longueur : la métaphase semble être un stade très court.

Nous n'avons jamais observé de satellite.

Ces quelques remarques faites, qui sont valables pour toutes les espèces, nous étudierons les dénombrements propres à chacune d'elles en suivant, pour la logique de l'exposé, l'ordre systématique.

1. ZINGIBÉROIDÉES

a. Hédychiées.

1. *Hedychium maximum* :

Les plaques équatoriales, le plus souvent circulaires, ont un diamètre voisin de 8 μ; elles montrent 34 chromosomes, bien étalés dans un même plan et dont l'épaisseur moyenne est de 0,3 μ.

Les plus courts mesurent 1,2 μ, les plus longs, 2 μ; quatre ont une forme de «U» ouvert, deux sont en «V» hétérobrachiaux; deux, de forme très particulière, se retrouvent sur chacune des plaques métaphasiques, ils sont tous les deux constitués par deux bras inégaux : l'un est en bâtonnet droit, l'autre en bâtonnet arqué qui se rattache au premier de telle sorte que la concavité se trouve tournée vers l'extérieur. Bien que la jonction de ces deux bras soit très visible, nous ne pouvons discerner la présence du centromère.

Les vingt-six autres chromosomes sont des bâtonnets plus ou moins arqués (pl. X, fig. 1).

2. *Kaempferia involucrata* :

Les 22 chromosomes, comptés en métaphase, occupent des surfaces circulaires de 8 à 9 μ de diamètre.

Le plus souvent entièrement clivés, ils sont assez longs puisque les plus grands atteignent 3,2 μ : ceux-ci sont au nombre de quatre, deux en «V» ouverts, deux en bâtonnets arqués. Huit, ne semblant pas dépasser 2 μ, affectent surtout la forme de bâtonnets légèrement incurvés, ce sont les plus courts. Six mesurent 2,4 μ; quatre d'entre eux apparaissent toujours hétérobrachiaux en forme plus ou moins nette de crochet, deux sont en «V» à branches inégales. Enfin, les quatre autres ont une taille sensiblement égale à 2,8 μ : deux sont en «V» hétérobrachiaux, deux ressemblent à un «U» à fond très plat dont les branches seraient légèrement évasées (pl. X, fig. 2, et pl. XVIII, photo 9).

3. *Roscoea purpurea* :

Cette espèce possède 24 chromosomes somatiques groupés en plaques équatoriales ayant de 8 à 9 μ de diamètre.

Leur épaisseur moyenne est de l'ordre de 0,6 μ.

Source : MNHN, Paris

Cinq paires sont à peu près identifiables : les chromosomes de la première ont 3,2 μ de long, et présentent un étranglement qui sépare deux bras d'inégales longueurs : le plus court mesure 1,2 μ, l'autre 2 μ et se termine par une extrémité en biseau. Deux autres chromosomes, en forme de virgule, ont 2,4 μ : ils sont situés le plus souvent l'un près de l'autre et de telle façon qu'ils paraissent symétriques par rapport à un plan qui passerait entre leurs deux extrémités effilées; ils se retrouvent en général sur toutes les plaques. Ceux de la troisième et de la quatrième paires mesurent respectivement un peu plus et un peu moins de 2,5 μ. Ceux de la dernière paire, avec 1,2 μ, sont beaucoup plus petits que tous les autres. Les quatorze chromosomes restants, non identifiables deux à deux, sont en forme de bâtonnets droits ou légèrement arqués dont la taille est comprise entre 1,8 et 2 μ (pl. X, fig. 3 et pl. XVIII, photo. 11 et 12).

b. Globbées.

1. *Globba Winnitei :*

Les 48 chromosomes somatiques dénombrés chez le *G. winnitei* à la métaphase se répartissent, au cours de ce stade, en figures circulaires de 10 μ de diamètre. Ce sont de courts bâtonnets qui ont en moyenne 1,4 à 1,5 μ de longueur; toutefois, sur chacune des plaques observées, nous en trouvons régulièrement 8 plus petits, mesurant environ 1 μ (pl. XIII, fig. 1).

2. *Globba Schomburgkii :*

Les 48 chromosomes de cette espèce revêtent à peu près le même aspect que ceux de la précédente, mais ils sont légèrement plus courts. A l'exception de 4 chromosomes plus grands, atteignant 1,8 μ et de 4 chromosomes plus petits, ne dépassant pas 0,8 μ, leur longueur moyenne oscille entre 1 et 1,2 μ. Ils apparaissent très homogènes et leur épaisseur, constante, est de l'ordre de 0,3 μ (pl. XIII, fig. 2).

c. Zingibérées.

1. *Zingiber officinale :*

Chez le *Zingiber officinale* étudié ici, 66 chromosomes forment une plaque équatoriale ovale dont le plus grand axe mesure 13,5 μ et le plus petit 9,5 μ. Les plus belles figures se trouvent généralement dans les cellules en périphérie de l'écorce et sont assez souvent noyées dans les sécrétions gommeuses qui les envahissent. Tous les chromosomes sont en forme de bâtonnets plus ou moins arqués, très Feulgen-positifs; leur longueur oscille entre 1,2 μ et 1,8 μ alors que leur épaisseur, constante, est de l'ordre de 0,3 μ. Nous n'avons pas pu les apparier en raison de leur grand nombre et surtout en raison de leurs formes et tailles très semblables (pl. X, fig. 4).

2. *Aframomum granum paradisi :*

Nous trouvons 48 chromosomes métaphasiques chez l'*Aframomum granum paradisi*. Ils se répartissent en figures généralement ovales, dont le plus grand axe mesure 12 μ et le plus petit 8 à 9 μ.

Ils apparaissent empâtés en raison du clivage qui semble s'étendre à tous les chromosomes de cette espèce. Sur une même plaque, nous notons des différences assez nettes dans leurs tailles. Ils ont tous une épaisseur de l'ordre de 0,6 μ, mais leur longueur varie entre 1 μ et 2 μ. Nous comptons huit chromosomes de 2 μ en bâtonnets très légèrement arqués, vingt de 1 μ, et enfin vingt de 1,6 μ dont douze sont en bâtonnets et huit en forme de « U » évasé (pl. X, fig. 5 et pl. XVIII, ph. 6 eotot 7).

3. *Elettaria cardamomum :*

Les plaques métaphasiques de cette espèce ont déjà fait l'objet des observations de plusieurs auteurs qui y ont compté 48 chromosomes somatiques. Ce nombre s'est trouvé confirmé par nos observations. Certains de ces chromosomes sont épaissis à

Source : MNHN, Paris

l'une de leurs extrémités mais plus fréquemment ils sont clivés sur toute leur longueur. Ils mesurent en moyenne 1,8 μ mais quatre d'entre eux, plus longs, atteignent 2,2 μ alors que les plus petits, au nombre de quatre également, ne dépassent pas 1 μ. Tous cependant ont sensiblement la même épaisseur, c'est-à-dire environ 0,5 μ (pl. X, fig. 6).

4. *Burbidgea schizocheila ;*

Les chromosomes somatiques rencontrés chez le *B. schizocheila*, au nombre de $2n = 48$, sont les plus chromatiques de ceux qui ont été observés chez les différentes espèces de cette famille étudiées dans le cadre de ce travail.

Ils sont distribués en plaques circulaires de 8 μ de diamètre. Ce sont tous des bâtonnets légèrement arqués presque de même taille, ayant une longueur voisine de 1,6 μ et une épaisseur constante égale à 0,3 μ (pl. X, fig. 7).

5. *Alpinia coerulea :*

Les 48 chromosomes de cette espèce forment une plaque équatoriale dont le diamètre est de 8 μ.

Ce sont de courts bâtonnets plus ou moins arqués, de 0,3 μ d'épaisseur, et dont la longueur est de l'ordre de 0,8 μ. Il est difficile de les apparier de façon certaine.

Cependant, 12 chromosomes sont légèrement plus longs et se répartissent en trois groupes; ils mesurent respectivement 1 μ, 1,2 μ et 1,4 μ. Les chromosomes les plus longs sont reconnaissables, d'autre part, par leur forme : ce sont des bâtonnets flexueux présentant une constriction subterminale (pl. X, fig. 8 et pl. XVIII, photo. 4).

II. COSTOIDÉES

Costus Lucanusianus :

En métaphase, nous comptons 27 chromosomes, presque toujours clivés sur toute leur longueur. Leur épaisseur est d'environ 0,6 μ.

Ils sont très fréquemment groupés par trois, dessinant des figures paraissant caractéristiques, qui se retrouvent sur la plupart des plaques : ce sont en général des étoiles à trois branches ou des triangles; parfois, nous trouvons trois chromosomes voisins, parallèles les uns aux autres. Cette disposition suggère qu'il pourrait s'agir peut-être d'un cas de triploïdie, mais pour l'instant nous nous contenterons de faire cette remarque, devant revenir sur cette question lors de la discussion des résultats.

Ces chromosomes n'ont pas des formes très variées : ce sont des bâtonnets arqués, de taille relativement importante. Les plus courts, au nombre de quinze, mesurent 2μ; neuf ont 2,4 μ de long. Les trois autres, de 3 μ, semblent être formés par un grand bras incurvé séparé d'un plus petit, globuleux, par une zone très faiblement chromatique (pl. X, fig. 9 et pl. XVIII, photo. 1, 2 et 3).

B. Anaphase.

L'anaphase offre le même aspect chez toutes les Zingibéracées étudiées ici : chez aucune nous n'avons, à ce stade, observé de figures anormales de la mitose : tous les chromosomes ont la même destinée, aucun n'est en avance ni en retard. Nous nous proposons donc de décrire son déroulement chez une espèce prise pour exemple, les résultats pouvant être étendus à l'ensemble de la famille.

Nous étudierons le cas du *Roscoea purpurea*. Les chromosomes-fils, issus du clivage des chromosomes métaphasiques, se répartissent en deux lots identiques pour effectuer une ascension en direction des pôles. Cette montée se fait symétriquement par rapport à la plaque équatoriale pour les deux ensembles de chromosomes-fils. Ils glissent le long des fibres du fuseau qui sont très visibles lorsqu'on fait varier la mise au point; la région du centromère amorce la remontée la première, les bras traînant à l'arrière.

Source : MNHN, Paris

Pendant cette ascension, les chromosomes forment deux bandes peu épaisses, assez larges, mais toutefois ils restent suffisamment individualisés pour qu'il soit possible de les discerner les uns des autres. Une fois arrivés aux pôles du fuseau, ils se regroupent et subissent une contraction, ils forment alors deux « taches » chromatiques illisibles.

En vue polaire, les plaques anaphasiques, circulaires, présentent des points très chromatiques rangés côte à côte. Il n'a pas été possible de les compter avec exactitude tant ils sont serrés; cependant, nous pouvons noter que, dans chacun des cas, ils sont en nombre voisin du double de celui des chromosomes. En effet, ils correspondent aux sections des bras chromosomiques qui sont par conséquent arrondies. Leur diamètre semble être assez inférieur à celui des chromosomes métaphasiques.

2. Les stades nucléaires.

Nous avons regroupé sous le nom de « stades nucléaires » toutes les autres étapes de la mitose, télophase, interphase et prophase, caractérisées par la présence d'une membrane nucléaire et d'un ou plusieurs nucléoles. Une autre raison incite à les réunir : elles sont étroitement liées, chacune d'elles n'étant en fait que la préparation de la suivante.

En effet, le déroulement des processus télophasiques explique la structure du noyau à l'interphase : nous voyons comment se forment, à partir des « taches » très Feulgen positives de la fin de l'anaphase, les éléments chromatiques nucléaires observés à ce stade.

D'autre part, la prophase nous montre comment, à partir de ces éléments, vont se constituer les chromosomes métaphasiques.

L'état interphasique peut se stabiliser un certain temps, et même évoluer vers un état de repos permanent dans les cellules des tissus situés sous la coiffe et celles des tissus différenciés se trouvant au-dessus de la zone méristématique. La structure de ces noyaux au repos, dits « noyaux quiescents », présente fort peu de différence avec celle des noyaux interphasiques.

Nous avons noté dans la famille des Zingibéracées une grande homogénéité de la structure nucléaire; cependant, nous constatons, chez certaines espèces, de petites variations dans la densité chromatique qui donnent aux noyaux interphasiques des aspects légèrement différents. D'après l'importance du réseau, nous classerons les espèces étudiées en plusieurs groupes et nous décrirons, à l'aide d'un exemple pris dans chacun d'eux, la structure que leurs noyaux offrent en interphase.

L'évolution nucléaire, au cours de la télophase et de la prophase, étant comparable chez toutes les espèces, nous nous contenterons de prendre pour chacun des stades un exemple précis parmi les espèces de la famille, parce qu'il nous a paru le plus caractéristique.

A. Télophase.

Nous étudierons ce stade chez le *Costus Lucanusianus*. A la fin de l'anaphase, les chromosomes, après avoir subi une contraction, forment un amas chromatique à chacun des pôles de la cellule.

Puis, les fibres du fuseau s'estompent et une cloison apparaît dans le plan équatorial, séparant ainsi deux cellules-filles. Les noyaux de ces cellules, aplatis suivant un axe parallèle à cet ancien plan, sont très difficilement lisibles en début de télophase. Nous pouvons toutefois voir qu'une fine membrane entoure chacun des noyaux-fils; elle doit se former en une fois, dans son ensemble, et non progressivement : en effet, nous observons des fins d'anaphase où les amas chromatiques ne sont pas encore enfermés à l'intérieur d'une membrane, puis des débuts de télophase où la membrane existe déjà; mais nous n'avons jamais trouvé de cas intermédiaires.

Source : MNHN, Paris

Peu á peu, nous voyons des filaments flexueux s'échapper de la masse chromatique. Ces rubans grandissent, traversent en tous sens la cavité nucléaire, s'entrecroisent pour former une sorte de réseau. Ils sont plus pâles et plus fins que les chromosomes métaphasiques. Seuls, de place en place, nous retrouvons sur leur parcours quelques points bien colorés après emploi de la méthode de Feulgen. Ces rubans, qui envahissent ainsi l'enchyléme, doivent résulter d'une déspiralisation des chromonémas, ce qui expliquerait leur faible chromaticité par rapport aux chromosomes ainsi que la teinte de plus en plus rosée que prend l'ensemble du caryoplasme. Les amas chromatiques correspondraient, dans ce cas, á des portions non encore déroulées des chromonémas, et formeraient les chromocentres.

Pendant que se déroulent ces phénoménes, le nucléole prend place daus la cavité nucléaire. Il est en général unique; mais, parfois, nous pouvons en trouver deux ou trois dans un même noyau ; en fin de télophase, ils peuvent fusionner en un seul, plus volumineux, ou persister indépendamment jusqu'en interphase.

Le noyau télophasique s'arrondit progressivement et augmente de volume pour atteindre la taille observée chez les noyaux interphasiques. La déspiralisation s'arrête lorsqu'il ne reste plus qu'un nombre de chromocentres, pour chaque espéce, légèrement inférieur au nombre de chromosomes. En même temps, les chromocentres se groupent en périphérie du noyau, contre la membrane nucléaire.

B. Interphase.

La structure nucléaire des plantes qui font l'objet de notre étude se caractérise par la présence d'un réticulum trés léger, et d'un certain nombre de chromocentres bien visibles : elle peut être dite semi-réticulée. Cependant son uniformité n'est pas rigoureusement absolue car les différents noyaux observés présentent de légéres variations dans la densité du réseau. Selon l'importance occupée par celui-ci, nous les rangerons en plusieurs groupes qui représenteront des subdivisions d'un même grand type de structure nucléaire.

Ces groupes peuvent se répartir de la manière suivante :

1er groupe. — Noyaux á structure semi-réticulée où le réseau est bien visible ;

Aframomum granum paradisi, Roscoea purpurea.

2e groupe. — Noyaux où le réseau est plus fin et moins chromatique :

Zingiber officinale, Elettaria cardamomum, Kaempferia involucrata, Burbidgea schizocheila, Hedychium maximum, Alpinia coerulea, Globba Winnitei et *G. Schomburgkii.*

3e groupe. — Noyaux où le réseau, extrêmement léger, se devine plutôt qu'il ne se voit; cette structure paraît être intermédiaire entre les structures semi-réticulée et aréticulée ; *Costus Lucanusianus.*

Notre plan d'étude, pour chacun de ces groupes, sera le même ; dans un premier point, nous décrirons le noyau interphasique d'une espèce prise comme exemple. Puis, dans un second, nous signalerons les particularités rencontrées chez les autres espèces de ce même groupe.

Premier groupe.

Aframomum granum paradisi :

A ce stade, les noyaux de la région corticale de la zone méristématique sont á peu près sphériques et ont un diamètre de l'ordre de 10,5 µ.

Lors de la télophase, la déspiralisation des chromonémas a été très poussée, si bien que nous voyons de fins tractus baigner dans la caryolymphe et constituer un réseau bien net.

Source : MNHN, Paris

A l'intérieur de la cavité nucléaire, et en position centrale, le nucléole, volumineux, se présente sous forme d'une sphère réfringente de 4 μ de diamètre. Chez certaines cellules d'une même racine, on a pu observer l'existence de deux et même de trois nucléoles.

La structure nucléolaire est homogène; cependant, à la périphérie, une étroite zone circulaire apparaît plus lumineuse que le reste; ceci vient du fait que le nucléole est sphérique : en vue polaire, le pourtour, moins épais que la zone centrale, est par conséquent beaucoup plus clair.

Après la réaction nucléale de Feulgen, l'ensemble du caryoplasme prend une légére teinte rose; toutefois nous observons une zone péri-nucléolaire très claire qui représente certainement un artéfact de fixation.

Les chromocentres, de l'ordre de 0,5 μ, sont trés chromatiques; ils se localisent essentiellement dans le suc nucléaire périphérique, et certains s'aplatissent contre la membrane nucléaire. Leurs contours, assez nets, sont souvent anguleux; il s'en échappe de fins tractus qui se perdent dans la caryolymphe. Leur nombre est difficilement appréciable car ils sont répartis sur plusieurs plans, mais, dans les coupes seulement épaisses de 6 μ, alors que le diamétre moyen des noyaux mesure une dizaine de μ, il est inférieur à celui des chromosomes. Certains de ces chromocentres semblent avoir une affinité très grande pour leurs voisins car il n'est pas rare de trouver des amas chromatiques qui, lorsque l'on fait varier la mise au point, révélent la présence de deux ou trois chromocentres. Toutefois, ils n'entrent jamais en coalescence pour former des chromocentres composés. Ces chromocentres réalisent parfois des travées trés Feulgen-positives qui dessinent une sorte de réseau grossier (pl. XI, fig. 1*a*).

Particularités rencontrées chez les autres espèces :

Le noyau interphasique du *Roscoea purpurea* a la même constitution; nous devons, à son sujet, signaler la présence, assez fréquente, de un ou deux cristaux dans le nucléole, qui représentent vraisemblablement un artéfact de fixation.

Deuxiéme Groupe.

Alpinia coerulea :

Ordinairement d'un diamètre voisin de 8 á 9 μ; le noyau est moins chromatique que celui des espèces précédemment étudiées. Le nucléole, lorsqu'il est unique, atteint 3,2 μ; mais trés souvent on constate la présence de deux ou trois, et même de quatre nucléoles. Leur nombre, chez une espèce donnée, devant augmenter avec le degré de polyploïdie, nous pouvons penser que peut-être nous avons ici un cas de tétraploïdie. Cette régle, en fait, ne s'est pas trouvée vérifiée par nos observations. La structure nucléolaire ne semble pas absolument homogéne : assez fréquemment, de petites plages plus claires apparaissent lorsque nous faisons varier la mise au point (Pl. XI, fig. 3*a*).

L'enchyléme entourant le ou les nucléoles n'est pas coloré; entre cette zone claire et la membrane nucléaire, par contre, il est légèrement rosé et occupé par des chromocentres à contours assez flous, trés petits, de l'ordre de 0,3 μ. Ces chromocentres, à l'interphase, sont en nombre bien inférieur á celui des chromosomes, mais au fur et á mesure du déroulement de la prophase nous voyons leur nombre augmenter jusqu'á devenir égal à ce dernier. Ces chromocentres sont plus ou moins prolongés par quelques fibrilles diffuses qui se perdent rapidement dans la caryolymphe. Elles sont plus fines et moins denses que chez l'*Aframomum granum paradisi.*

Particularités rencontrées chez les autres espèces :

Le noyau interphasique offre le même aspect chez les *Burbidgea schizocheila, Elettaria cardamomum, Kaempferia involucrata, Globba Winnitei* et *G. Schomburgkii.*

Le *Zingiber officinale* possède des chromocentres á contours nets, en nombre voisin de celui des chromosomes.

Source : MNHN, Paris

Le *Hedychium maximum*, également, nous montre des chromocentres bien délimités. Nous avons rencontré deux ou trois fois un noyau possédant un nucléole étiré, aminci dans sa partie médiane (Pl. XI, fig. 4). Cette image nous fait penser soit à la division d'un nucléole en deux nucléoles-fils, soit à la fusion de deux nucléoles en un seul. Étant donné qu'en prophase nous ne retrouvons généralement qu'un seul nucléole, nous pouvons plutôt supposer qu'il y aurait tendance, au cours de l'interphase, à la coalescence des nucléoles. La fréquence de ces images, apparemment faible, amène à penser que cette fusion se fait très vite et qu'il n'est guère possible de l'observer dans la majorité des cas.

Troisième Groupe.

Costus Lucanusianus :

Au cours de l'interphase, nous notons, chez le *C. Lucanusianus*, quelques différences en ce qui concerne l'aspect général du noyau. La chromaticité chez cette espèce est très faible. Dans les très grandes cellules du méristème cortical, les noyaux arrondis et volumineux, ont 11 μ de diamètre. Les cellules du méristème vasculaire, au contraire, allongées et étroites, possèdent des noyaux petits et aplatis.

Le nucléole, sphère réfringente de 1,8 μ de rayon, occupe une position centrale dans le noyau. Il est parfois unique, mais le plus souvent nous en trouvons deux et même trois. Là encore, si nous admettons qu'il peut exister un rapport entre le nombre de nucléoles et le degré de polyploïdie, nous sommes conduit à penser qu'il s'agirait d'un cas de triploïdie. Il est bon de rappeler que nous avons compté 27 chromosomes métaphasiques chez cette espèce, et que ces chromosomes dessinaient entre eux de multiples figures paraissant étayer cette hypothèse.

Assez régulièrement, nous avons remarqué, sur le nucléole, la présence d'un ou deux points fortement chromatiques : ce sont des chromocentres. Leur taille, aussi importante que celle des autres chromocentres rencontrés dans le même noyau, leur comportement très comparable à celui de ces derniers au cours de la prophase — on ne retrouve pas de chromosomes se formant régulièrement dans une région très voisine du nucléole — ne suggèrent pas que ce soient des « chromocentres nucléolaires ». Le nucléole paraît souvent vacuolisé car on y observe, en faisant varier la mise au point, quelques grandes plages blanches. Elles sont au nombre de une, deux ou trois, ce qui laisse à penser qu'elles ne correspondent pas à un « appareil » assurant une fonction quelconque du nucléole.

Les nucléoles, réapparus au cours de la télophase, persistent en interphase et même tout au long de la prophase, par opposition avec ce que nous avons vu chez le *Hedychium maximum.*

Le caryoplasme péri-nucléolaire, très clair, est entouré par une zone faiblement colorée en rose après la réaction de Feulgen.

Contrairement au cas précédent, tout le volume nucléaire est envahi par des chromocentres à contours très nets, volumineux, de 0,6 μ. Nous pouvons facilement les dénombrer dans les noyaux des cellules du parenchyme cortical : nous en comptons 19, 22, 25, et même 27; c'est-à-dire au moins autant que de chromosomes. Ces différences d'appréciations peuvent tenir au fait qu'ils sont situés sur plusieurs plans, et que nous ne les voyons pas tous. Certains, d'autre part, ont peut-être été éliminés lorsque les noyaux ont été coupés tangentiellement. Au contraire, les noyaux des cellules du cylindre central, petits, renferment très peu de chromocentres. Mais ceux-ci paraissent beaucoup plus gros que dans les cellules parenchymateuses. En faisant varier la vis micrométrique, nous voyons qu'ils ne forment pas un ensemble homogène : ils n'ont donc pas fusionné pour former des chromocentres composés, mais ils présentent peut-être des affinités les uns pour les autres, ce qui expliquerait leur tendance à se grouper. Cependant, peut-être n'y a-t-il à l'origine de ce phénomène qu'une

Source : MNHN, Paris

cause bien simple, le fait par exemple que le volume nucléaire étant plus faible, les chromocentres se trouvent amenés à se rapprocher les uns des autres.

Quelques fins tractus, très courts, semblent prolonger les chromocentres pour se noyer rapidement dans le suc nucléaire. Ils forment, de toute façon, un pseudo-réseau difficile à distinguer. L'état de déspiralisation atteint par les chromosomes semble ici être peu avancé. Les portions non déroulées des chromonémas restent importantes et expliquent la présence des nombreux chromocentres volumineux trouvés chez cette espèce.

Mais ces observations nous permettent de dire que nous sommes en présence d'une structure semi-réticulée à chromocentres (Pl. XII, fig. 1*a*) suivant la terminologie de C. Delay. En fait nous retrouvons, chez les Zingibéracées, le type nucléaire à chromocentres, dans lequel le réseau est plus ou moins visible, suivant qu'il est constitué par des chromonémas plus ou moins grêles ou plus ou moins déspiralisés. Il paraît y avoir là encore une confirmation du point de vue de Poty et Hamel : ce sont des *noyaux disréticulés* à chromocentres moins nombreux que les chromosomes, sauf chez le *Costus Lucanusianus* qui, lui, appartient au groupe de ces noyaux possédant autant de chromocentres que de chromosomes.

C. Noyau quiescent.

L'état quiescent est un état de repos normalement permanent; il se rencontre dans les tissus situés immédiatement sous la coiffe et dans ceux déjà spécialisés qui surmontent la zone méristématique radiculaire. Il est toujours très différent de l'état interphasique. Il en dérive soit par renforcement, soit par atténuation des structures déjà existantes. Nous avons rencontré ces deux cas extrêmes lors de notre étude caryologique des Zingibéracées. Pour cette raison, nous envisagerons successivement chacun d'eux sur deux exemples précis :

1° Chez l'*Aframomum granum paradisi*, le noyau quiescent est moins coloré après la réaction de Feulgen; il montre une tendance encore plus marquée à la juxtaposition de plusieurs chromocentres pour former des taches chromatiques non homogènes, ce qui nous permet d'affirmer qu'il n'y a pas formation de chromocentres collectifs. Certains autres chromocentres s'aplatissent contre la membrane nucléaire. Ils semblent être aussi nombreux que dans les noyaux interphasiques.

Le réseau est plus pâle et plus régulièrement répartí dans l'enchylème. La zone claire péri-nucléolaire a disparu.

Les noyaux au repos ont un diamètre plus faible que les noyaux interphasiques. Leur nucléole, très souvent unique, est moins visible et beaucoup plus petit : son rayon ne dépasse jamais 1,5 μ (Pl. XI, fig. 1*b*).

2° Chez les noyaux quiescents du *Costus Lucanusianus*, au contraire, le réticulum devient plus net tout en restant extrêmement léger. Nous avons donc eu raison, dans les pages précédentes, de les ranger dans le type « semi-réticulé »; cela nous confirme dans l'idée de l'existence de ce réseau à peine visible.

Chez cette espéce, l'évolution du noyau de l'état interphasique à l'état quiescent se ferait donc par une déspiralisation légèrement plus grande des chromosomes. L'état interphasique représenterait un cas intermédiaire où le déroulement des chromonémas serait inachevé.

Les chromocentres ont tendance à se grouper plus étroitement encore que chez l'*Aframomum granum paradisi*, sans pour cela fusionner. Autour d'eux, naturellement, le réticulum est plus dense.

Le nucléole ici encore est difficile à voir, ses contours paraissent estompés (Pl. XII, fig. 1*d*).

Source : MNHN, Paris

D. Prophase.

Ce stade, nous l'avons déjà indiqué, se déroule selon le même processus chez toutes les plantes envisagées ici. Cependant, au début de la prophase, les images sont légèrement différentes selon les types nucléaires : cela est en rapport avec les variations d'aspect morphologique que les noyaux présentent en interphase et qui dépendent de l'état de déspiralisation atteint par le chromosomes à la fin de la télophase.

Suivant que le réseau est dense ou très léger, il se forme, au cours de la prophase, des rubans plus ou moins longs qui flottent dans la caryolymphe.

Malgré ces petites dissemblances, l'évolution prophasique étant la même chez toutes les espèces, nous ne décrirons le déroulement des phénomènes que chez l'une d'entre elles, le *Roscoea purpurea* par exemple (Pl. XI, fig. 2).

Le noyau prophasique s'hypertrophie pendant toute la durée de ce stade, jusqu'à atteindre un diamètre voisin de 14 μ. Nous observons également un gonflement du nucléole. Les chromocentres deviennent plus volumineux, leurs contours moins nets leur donnent un aspect assez flou. Ils se répartissent dans la plupart des cas à la périphérie du noyau. Puis bientôt, les fibrilles diffuses qui formaient les mailles du réseau se condensent à partir d'eux, l'ensemble de la caryolymphe, par conséquent, s'éclaircit progressivement et en fin de prophase, l'enchylème est complètement incolore.

Les filaments chromatiques regroupés autour des chromocentres forment, au début de cette phase de la mitose, des traînées claires en forme de virgule qui se dirigent vers le nucléole. Elles s'allongent ensuite pour donner de longs rubans flexueux qui s'enfoncent dans la masse nucléaire, se chevauchent et dont il est difficile de suivre le parcours ainsi que de déterminer le nombre. Chacune de ces bandelettes, constituée à la fois par un chromocentre et par de fins tractus faiblement teintés en rose, a donc une structure double qui tend à s'uniformiser par la suite. A ce moment, elles sont très allongées, leur longueur étant supérieure à celle des chromosomes métaphasiques.

La membrane nucléaire doit se dissoudre brutalement car on ne constate pas de disparition progressive. De nombreuses observations nous montrent que le nucléole persiste encore un temps, ses limites s'effaçant de plus en plus, puis que finalement il est résorbé.

A la fin de la prophase, les rubans épars dans l'enchylème subissent une contraction et deviennent plus chromatiques. Nous voyons alors s'individualiser des chromosomes très grêles et très courts qui s'organisent en plaques pré-métaphasiques. Ils deviennent ensuite plus épais et donnent les chromosomes métaphasiques définitifs.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

I. La structure nucléaire.

Étant donné le grand nombre des espèces appartenant à la famille des Zingibéracées, nous avons basé notre travail de recherches caryologiques sur l'étude détaillée de quelques plantes seulement. Pour avoir cependant une vue d'ensemble sur la structure des noyaux et le déroulement du cycle mitotique à l'intérieur de la famille, nous avons, dans la mesure du possible, essayé de choisir ces plantes dans des genres différents, appartenant eux-mêmes à des tribus distinctes. Elles ont toutes, malgré quelques petites variations de faible amplitude, révélé une structure nucléaire homogène, que nous avons définie déjà soit sous le nom de structure « semi-réticulée à chromocentres » soit sous celui de « noyaux disréticulés à chromocentres ». Ce type nucléaire représente une transition entre les noyaux réticulés et les noyaux aréticulés; il se caractérise par un degré de chromaticité faible, des chromocentres de taille importante et des chromosomes courts.

Source : MNHN, Paris

1. Le Réticulum.

Après la réaction nucléale de Feulgen, nous pouvons voir que l'enchylème des noyaux interphasiques prend une teinte rose très pâle. Le réactif de Schiff étant un colorant spécifique de la chromatine, nous estimons que de la chromatine se trouve présente dans le suc nucléaire, sous une forme impossible à préciser optiquement car aucune structure n'est observable. Cette réaction est plus ou moins intense selon les tissus : les noyaux du méristème vasculaire, moins volumineux que ceux du méristème cortical, sont naturellement plus colorés; cela est dû à ce que la chromatine s'y trouve plus « tassée ». Cette coloration disparaît progressivement au cours de la prophase : comme le remarque Moussel, « il est évident que ce mouvement de chromatine est lié à l'évolution des chromosomes ». On peut vraisemblablement admettre par analogie que cette chromatine dessine un réseau dont les fils sont trop grêles pour être visibles avec l'aide du microscope photonique.

La caryolymphe des noyaux interphasiques de toutes les espèces que nous avons envisagées dans ce travail est occupée par de fins tractus qui, le plus souvent, prolongent les chromocentres. Mais à partir de ce « type nucléaire principal », on observe quelques variantes dues au fait que les processus catachromasiques, ou phénomènes de déspiralisation des chromosomes durant la télophase, s'effectuent avec une intensité variable suivant les espèces. C'est ainsi que chez l'*Amomum granum paradisi*, le pseudo-réseau apparaît très bien alors que chez le *Costus Lucanusianus*, il est extrêmement léger et peu chromatique, et réalise, semble-t-il, une transition entre les types semi-réticulé et aréticulé « vrai ». Et nous pourrions à ce propos faire les mêmes remarques que Poty et Hamel (*loc. cit.*).

Nous constatons que plus le réticulum est important, plus les rubans qui se forment au cours de la prophase sont longs.

Le passage à l'état quiescent, pour tous les noyaux, s'effectue par des modifications du réseau; il est donc nécessaire de le distinguer de l'état interphasique. Notre étude chez les Zingibéracées nous a permis d'observer deux modalités différentes d'acquisition de cet état de repos : chez l'*Aframomum granum paradisi*, le réticulum, plus pâle est aussi plus régulièrement réparti dans l'enchylème, la zone claire périnucléolaire qui peut-être représentait un artéfact de fixation ayant disparu; au contraire, chez le *Costus Lucanusianus*, le réseau devient plus visible.

2. Les Chromocentres.

Les dimensions des chromocentres que nous avons observés varient d'une espèce à l'autre. Tantôt ils sont importants, de l'ordre de 0,6 μ et nettement délimités comme chez le *Costus Lucanusianus*, tantôt, au contraire, ils sont petits et leurs contours sont flous ; c'est le cas de l'*Alpinia coerulea* par exemple. Nous constatons que leur nombre est toujours inférieur à celui des chromosomes dans les noyaux où ces derniers sont petits, et que chez le *Costus Lucanusianus* ainsi que chez le *Kaempferia involucrata*, où ils sont relativement longs, ils sont en nombre égal. Hamel explique ce phénomène en disant que : « Dans le cas où le nombre des chromocentres est inférieur à celui des chromosomes, on pourrait admettre que seuls les chromosomes les plus longs n'ont pas la possibilité de poursuivre jusqu'au bout le déroulement des chromonémas alors que les plus courts sont entièrement déspiralisés ».

Très souvent, nous avons vu de volumineux chromocentres, au nombre de un ou deux, au voisinage du nucléole. Il est difficile de dire s'ils y sont fixés ou s'ils sont simplement placés contre lui; de toute façon, ce ne sont pas des chromocentres nucléolaires car leur taille est plus importante que celle des autres, et ils ne jouent aucun rôle particulier au cours de la prophase.

Chez certaines espèces nous avons observé une tendance au regroupement de certains chromocentres qui s'expliquerait par des affinités existant entre eux, mais

Source : MNHN, Paris

jamais à la fusion en chromocentres collectifs. Cette tendance s'accentue lors du passage à l'état quiescent qui se manifeste d'autre part, « par une augmentation de volume des euchromocentres qui acquièrent des formes diverses sans aucune régularité », ainsi que l'écrit EICHHORN à propos de la caryologie du *Lupinus Tassilicus*.

2. Les caractères chromosomiques et leurs rapports avec la structure nucléaire.

Les chromosomes sont relativement petits car, dans les cellules du parenchyme cortical, les plus grands atteignent rarement 3,2 μ. Ils sont habituellement compris entre 1 et 3 μ, avec une fréquence plus grande entre 1 et 2,4 μ. Par contre, leur épaisseur est assez constante pour une espèce donnée. Cependant leur taille varie suivant les tissus, parallèlement à celle des noyaux qui les contiennent. Les mêmes chromosomes se retrouvant sur toutes les plaques, nous pouvons dire que leur forme est constante à l'intérieur d'une espèce. Nous n'avons jamais rencontré de grandes difficultés en analysant les plaques métaphasiques car les chromosomes n'y étaient jamais tassés les uns contre les autres.

Leur chromaticité est généralement bonne, mais le centromère n'est jamais visible; parfois, une chromaticité moins grande seulement en souligne la position.

Selon C. DELAY, il y aurait « tendance à l'allongement des chromosomes au cours de l'évolution ». Si nous appliquons cette règle aux diverses plantes que nous avons étudiées, nous pouvons envisager une évolution des différents genres auxquels elles appartiennent dans le sens suivant :

Alpinia ⟶ *Globba* ⟶ *Zingiber* ⟶ *Aframomum* ⟶ *Hedychium* ⟶ *Burbidgea* ⟶ *Roscoea* ⟶ *Elettaria* ⟶ *Costus* ⟶ *Kaempferia*.

Mais cette règle n'est pas absolue et de nombreuses exceptions la font même contester par plusieurs caryologistes, SATO en particulier. Il conviendra de voir, si elle donne une image réelle de l'évolution des Zingibéracées en la confrontant aux autres caractères habituellement utilisés pour en juger.

C. DELAY, en conclusion de son étude des noyaux quiescents chez les Phanérogames, a établi l'existence de relations étroites entre la longueur des chromosomes et la structure des noyaux interphasiques pour une espèce donnée : « De façon générale, si l'on excepte les noyaux aréticulés à nombreux chromocentres, à mesure que la taille des chromosomes décroît, le réseau perd de son importance, devient moins colorable et finit par disparaître totalement lors de la catachromase ». Notre travail ne nous a pas permis de confirmer cette hypothèse : nous avons, en effet, placé l'*Aframomum granum paradisi*, pour lequel la taille des chromosomes oscille entre 1 et 2 μ, dans le groupe des espèces à noyaux fortement Feulgen-positifs et à réseau bien net; le *Costus Lucanusianus* qui, au contraire, possède des chromosomes assez longs pour la famille, car la plupart d'entre eux atteignent 3 μ, se caractérise par un pseudo-réticulum extrêmement peu visible et peu chromatique. Nous ne devons donc pas voir ici une règle générale.

Le nombre de chromosomes ne paraît pas non plus être un facteur déterminant dans la réalisation de la structure nucléaire car des espèces présentant un haut degré de polyploïdie — comme le *Zingiber officinale* étudié dans ce travail et qui, en raison de cela, se trouvait certainement à l'état cultivé — et dont les chromosomes sont sensiblement de même taille que ceux d'espèces où le nombre chromosomique est moins élevé — l'*Aframomum granum paradisi* par exemple — offrent le même aspect à l'interphase.

D'autres caractères doivent être considérés, le volume du noyau par exemple, et tous ces facteurs réunis, ainsi que la taille et le nombre des chromosomes, pourraient entrer en ligne de compte pour la détermination du type nucléaire de chacune des espèces.

Source : MNHN, Paris

3. Le nucléole.

Nous avons très souvent discerné deux, trois, et même quatre nucléoles dans les noyaux des plantes que nous avons examinées. Ceci semble être en désaccord avec ce qu'a écrit C. Delay : « Dans les noyaux aréticulés à euchromocentres ou semi-réticulés, il n'y a presque toujours qu'un seul nucléole ». Cependant, nous devons reconnaître que la proportion des noyaux à nucléole unique est tout de même la plus grande.

Leur taille est proportionnelle à celle du noyau dans les tissus méristématiques, et leur volume diminue de façon importante dans les tissus différenciés de la zone susméristématique et les tissus de la coiffe.

Habituellement homogènes, ils montrent, chez les *Alpinia coerulea* et *Costus Lucanusianus*, des plages blanches plus ou moins grandes qui leur donnent un aspect vacuolisé. Nous n'avons jamais vu de chromocentres nucléolaires au sens où les auteurs l'entendent habituellement.

Nous rappellerons ici que plusieurs fois, mais avec une fréquence faible cependant, nous avons remarqué, au cours de l'interphase, des images que nous avons interprétées comme représentant la fusion de deux nucléoles-fils en un seul plus volumineux. La fusion se ferait donc tardivement chez ces plantes, et non au cours de la télophase comme c'est généralement le cas.

4. Liste des nombres chromosomiques.

SOUS-FAMILLE 1 : ZINGIBÉROIDÉES

	$2n$	
Tribu I : Hédychiées.		
Hedychium coronarium Koen.	54	Ragh. et Venkat. (1943).
	34	Sharma et Bhat. (1959).
H. coronarium Koen. var. *angustifolium.*	34	Sharma et Bhat. (1959).
H. coronarium Koen. var. *maximum.*	34	Sharma et Bhat. (1959).
H. maximum Rosc.	34	Bisson (1966).
H. flavum Roxb.	52	Ragh. et Venkat. (1943).
	34	Sharma et Bhat. (1959).
H. flavescens Cau.	51	Sharma et Bhat. (1959).
	34	Ragh. et Venkat. (1943).
H. Elwesii Bak.	66	Gregory (1936).
H. spicatum Lodd.	34	Sato (1948).
H. villosum Wall.	34	Sharma et Bhat. (1959).
H. coccineum Roxb. var. *angustifolium.*	52	Venkatasubban (1946).
H. aurantiacum Wall.	34	Sharma et Bhat. (1959).
H. Gardnerianum Rosc.	54	Ragh. et Venkat. (1943).
	34	Sharma et Bhat. (1959).
H. gracile Roxb.	66	Ragh. et Venkat. (1943).
H. thyrsiforme Ham.	24	Sharma et Bhat. (1959).
H. Greenii Smith.	36	Ragh. et Venkat. (1943).
Brachychilus Horsfieldii O. Petersen.	32	Holzer (1952).
Kaempferia galanga L.	54	Ragh. et Venkat. (1943).
	22	Sharma et Bhat. (1959).
	54	Ragh. et Arora (1958).

Source : MNHN, Paris

	2n	
K. ovalifolia Roxb.	22	Sharma et Bhat. (1959).
K. atrovirens N. E. Br.	22	Venkatasubban (1946).
K. speciosa Bak.	22	Venkatasubban (1946).
K. involucrata King, ex. Bak.	22	Bisson (1966).
K. angustifolia Rosc.	54	Sharma et Bhat. (1959).
K. Gilbertii Bull.	36	Ragh. et Venkat. (1943).
	33	Chakravorti (1948*a*).
K. rotunda L.	54	Ragh. et Venkat. (1943).
	33	Chakravorti (1948*a*).
K. Gibsoni.	24	Ragh. et Venkat. (1943).
Curcuma petiolata Roxb.	64	Venkatasubban (1946).
	63	Ramchandran (1961).
C. decipiens Dalz.	42	Ramchandran (1961).
C. amada Roxb.	42	Ragh. et Venkat. (1943).
	42	Ragh. et Arora (1958).
	42	Sharma et Bhat. (1959).
	42	Ramchandran (1961).
C. longa L.	32	Sato (1948).
	62	Ragh. et Venkat. (1943).
	62	Sharma et Bhat. (1959).
	63	Ramchandran (1961).
	64	Sugiura (1936).
C. longa L. var. *domestica.*	64	Sugiura (1931).
C. angustifolia Roxb.	42	Sharma et Bhat. (1959).
	63	Ramchandran (1961).
C. neilgherensis Wight.	42	Ramchandran (1961).
C. zedoaria Rosc.	64	Venkatasubban (1946).
	63	Ramchandran (1961).
C. aromatica Salisb.	42	Ragh. et Venkat. (1943).
	63 et 86	Ramchandran (1961).
Roscoea alpina Royle.	24	Sharma et Bhat. (1959).
	24	Malik (1961).
R. purpurea Smith.	24	Bisson (1966).
Cautleya spicata Bak.	34	Sharma et Bhat. (1959).
Tribu 2 : Globbées.		
Globba racemosa Smith.	24	Sharma et Bhat. (1959).
G. Hookeri Clarke.	22	Sharma et Bhat. (1959).
G. bulbifera Roxb.	48	Ragh. et Venkat. (1943).
	44	Sharma et Bhat. (1959).
G. Winnitii C. H. Wright.	48	Bisson (1966).
G. Schomburgkii Hook. f.	48	Bisson (1966).
Tribu 3 : Zingibérées.		
Zingiber officinale Rosc.	22	Chakravorti (1948).
	22	Morinaga (1929).
	22	Sugiura (1928).
	24	Takahashi (1931).
	22	Ragh. et Venkat. (1943).
	22 + 2 B	Janaki Ammal (1945).

Source : MNHN, Paris

	2n	
Z. officinale Rosc.	22	Sharma et Bhat. (1959).
	66	Bisson (1966).
Z. zerumbet Sm.	22	Ragh et Venkat. (1943).
	22	Chakravorti (1948).
Z. cassumunar Roxb.	22	Ragh. et Venkat. (1943).
	22	Chakravorti (1948).
Z. Mioga Rosc.	55	Morinaga *et al.* (1929).
	55	Sato (1960).
Z. rubens Roxb.	22	Chakravorti (1948).
Aframomum granum paradisi (Hook) K. Schum.	48	Bisson (1966).
Amomum subulatum Roxb.	48	Sharma et Bhat. (1959).
A. magnificum Benth. et Hook.	48	Venkatasubban (1946).
A. (= *Phaeomeria magnifica*).	52	Chakravorti (1952).
Phaeomeria(= *Nicolaia*) *atropurpurea* Val.	48	Boehm (1931).
Elettaria cardamomum Maton.	48	Gregory (1936).
	52	Chakravorti (1952).
	48	Sharma et Bhat. (1959).
	48	Sato (1960).
	48	Bisson (1966).
Burbidgea schizocheila Hort.	48	Bisson (1966).
Alpinia galanga Sw. obs.	48	Ragh. et Venkat. (1943).
A. chinensis Rosc.	48	Sato (1948).
A. japonica Miq.	48	Sato (1948).
A. malaccensis K. Schum.	48	Chakravorti (1948).
A. calcarata Rosc.	48	Ragh. et Venkat. (1943).
	48	Chakravorti (1948).
A. allughas Rosc.	48	Ragh. et Venkat. (1943).
	48	Chakravorti (1948).
A. coerulea Benth.	48	Bisson (1966).
A. nutans Rosc.	48	Ragh. et Venkat. (1943).
	48	Chakravorti (1948).
A. Rafflesiana (= *A. vittata* Bull.).	48	Ragh. et Venkat. (1943).
A. Sanderae Hort.	48	Venkatasubban (1946).

SOUS-FAMILLE II : COSTOIDÉES

Costus Friedrichsenii Petersen.	18	Simmonds (1954).
C. Lucanusianus J. Braun et K. Schum.	27	Bisson (1966).
C. afer Ker.	36	Venkatasubban (1946).
C. pictus D. Don ex. Lindl.	36	Venkatasubban (1946).
C. Malortieanus Wendl.	18	Gregory (1936).
	18	Venkatasubban (1946).
C. discolor Rosc.	18	Ragh. et Venkat. (1943).
	18	Sharma et Bhat. (1959).

Source : MNHN, Paris

	$2n$	
C. speciosus Smith.	18	Sato (1948).
	36	Banerji (1940).
	36	Ragh. et Venkat. (1943).
	36	Sharma et Bhat. (1959).
C. speciosus var. *sericea* K. Schum.	27	Simmonds (1954).
C. niveo-purpureus Jacq.	18	Simmonds (1954).
C. cylindricus Jacq.	18	Simmonds (1954).
	16	Boehm (1931).
C. bicolor F. Baraun.	18	Venkatasubban (1946).
C. igneus N. E. Br.	18	Ragh. et Venkat. (1943).
C. sp.	44	Chakravorti (1948).
C. musaicus Hort.	102? 108?	Venkatasubban (1946).

5. Essai de classification caryo-taxinomique des Zingibéracées.

En conclusion de notre étude caryologique des Zingibéracées, nous avons vu que la structure nucléaire s'est révélée assez homogène; par contre, la lecture du recensement des nombres chromosomiques montre que ceux-ci sont au contraire très variés. Nous allons, par conséquent, essayer d'établir une classification à l'intérieur de la famille qui sera, pour les raisons énumérées ci-dessus, essentiellement fondée sur les nombres chromosomiques de base. Nous tiendrons compte, au cours de notre discussion, des résultats publiés antérieurement et des nôtres.

Mais avant de tracer un schéma évolutif il nous faut déterminer les nombres de base pour chacun des genres étudiés jusqu'à maintenant. Pour cela, nous allons essayer de voir comment s'est faite l'évolution des nombres chromosomiques à l'intérieur de chacun d'eux, en suivant, pour la clarté de notre raisonnement, la classification de K. Schumann.

1. ZINGIBÉROIDÉES

a. Hédychiées.

Genre Hedychium :

Les nombres chromosomiques rencontrés à l'intérieur du genre *Hedychium* sont très variés.

Raghavan et Venkatasubban (1943) ont compté 34 chromosomes chez le *H. flavescens*. Ils disent en outre avoir vu, au cours de la prophase, dans certains cas, 4 chromosomes attachés à un seul nucléole, dans d'autres cas, 4 nucléoles dans un même noyau. En se basant sur ces résultats, ils pensent que cette espèce doit être tétraploïde; et que, par conséquent, le nombre de base dont elle dérive, serait $x = 9$. Selon ces auteurs, il y aurait eu, à partir de cette forme à $2n = 36$, ou bien perte de 2 chromosomes, ou bien fusion de 4 chromosomes en deux plus longs. Ils ont en effet observé, à la métaphase, 2 chromosomes dont la taille est plus importante que les autres, ce qui confirmerait cette seconde hypothèse.

Des observations identiques ont amené ces mêmes chercheurs à envisager le *H. flavum*, avec ses 52 chromosomes, comme un tétraploïde de la série $x = 13$. Ils considèrent, en conséquence, que les espèces chez lesquelles $2n = 51$ et $2n = 54$, seraient issues de cette même série, mais auraient perdu un chromosome ou bien en auraient gagné trois.

Sharma et Bhattacharyya (1959) ont remarqué que la plupart de ces espèces sont caractérisées par des nombres chromosomiques qui sont des multiples de 17, ayant $2n = 34$ et 51.

Source : MNHN, Paris

Nos recherches personnelles sur le *H. maximum* nous ont permis d'observer, sur les plaques équatoriales somatiques, la présence quasi constante de deux chromosomes de forme très particulière; cependant, nous n'avons jamais remarqué 4 chromosomes attachés au nucléole. Nous pouvons donc émettre deux hypothèses :

Dans la première, le *H. maximum*, qui possède 34 chromosomes comme la plupart des espèces de ce genre, serait une forme diploïde ayant pour nombre de base $x = 17$.

Mais dans une seconde, nous pourrions croire à la tétraploïdie de cette plante qui serait une allotétraploïdie provenant d'une hybridation entre deux espèces diploïdes dont seule l'une d'entre elles aurait apporté la paire de chromosomes signalée plus haut et décrite dans le chapitre précédent. Dans ce cas, nous serions tentés d'interpréter ces chromosomes comme résultant chacun de la soudure de deux plus petits.

Mais les études faites par RACHAVAN et VENKATASUBBAN (1943), puis par SHARMA et BHATTACHARYYA (1959) chez le *H. flavescens* Cau., qui aboutissent respectivement aux nombres de 34 et 51 chromosomes chez cette même plante, nous conduisent plutôt à écarter la dernière suggestion : en effet, selon les auteurs, il faudrait considérer cette espèce, soit comme une forme tétraploïde de la série $x = 9$, soit comme une forme tétraploïde de la série $x = 13$, ce qui impliquerait deux origines différentes. Si, au contraire, en accord avec SHARMA et BHATTACHARYYA, nous admettons $x = 17$, nous sommes tentés de suggérer que le *H. flavescens*, naturellement diploïde avec $2n = 34$, serait, dans le cas où SHARMA et BHATTACHARYYA ont compté 51 chromosomes, triploïde avec $2n = 3x = 51$. Il aurait été intéressant de savoir si d'autres arguments (agencement particulier de certains chromosomes, nombre de nucléoles se reformant à la télophase) auraient pu nous aider à confirmer cette interprétation; celle-ci ne semble pas impossible car nous avons là une plante qui est cultivée pour sa valeur ornementale, ce qui a pu amener des variations de son stock chromosomique.

Nous retiendrons donc $x = 17$ comme nombre de base habituellement rencontré à l'intérieur de ce genre. Dans le cas particulier du *H. flavescens*, il semble le plus vraisemblable car il permet d'admettre, pour lui, une origine unique de ses diverses races ou variétés.

Les différents nombres de chromosomes signalés chez les autres espèces, en particulier $2n = 52$ et $2n = 36$, pourraient provenir de $2n = 51$ et de $2n = 34$ par gain de 1 ou 2 chromosomes.

Par ailleurs, ce genre ne semble pas caractérisé par un seul nombre de base. Les *H. Elwessi* et *H. gracile*, avec leurs 66 chromosomes, peuvent être des hexaploïdes d'une série $x = 11$, et le *H. thyrsiforme*, avec $2n = 24$, peut appartenir à une série de base $x = 6$. Malheureusement, il ne nous a pas été donné de le prouver. Les plantes, chez qui $2n = 54$, pourraient alors résulter de plantes à 55 chromosomes qui en auraient perdu 1.

Le nombre de base $x = 17$ dériverait peut-être alors, par alloploïdie, des nombres de base $x = 11$ et $x = 6$.

Le genre *Hedychium* semble être un genre récemment évolué car les nombres chromosomiques des différentes espèces sont très variables.

Genre Brachychilus :

Le *Brachychilus Horsfieldii*, pour lequel $2n = 32$, est le seul représentant de ce genre dont le nombre de chromosomes soit connu. Ce résultat est dû à HOLZER (1952), qui a étudié la mitose chez cette plante. Malheureusement, il n'a donné aucun élément susceptible d'aider à émettre une hypothèse relative à un nombre de base quelconque à l'intérieur de ce genre. Le *B. Horsfieldii* peut en effet résulter tout aussi bien d'une diploïdie à base 16, d'une tétraploïdie à base 8 comme l'a suggéré SATO, d'une triploïdie à base 11 avec ensuite perte d'un chromosome, ou même encore d'une diploïdie à base

Source : MNHN, Paris

17 avec perte de deux chromosomes. Nous ne pouvons dés maintenant tirer aucune conclusion, il faudra pour cela attendre que des dénombrements nouveaux soient faits chez des espèces du même genre. Nous n'avons pu contribuer à aucune recherche dans cette voie, faute de matériel.

Genre Kaempferia :

Raghavan et Venkatasubban en 1943 ont étudié les *K. galanga*, *K. Gilbertii*, *K. rotunda* et *K. Gibsoni* chez lesquels ils ont compté respectivement 54, 36, 54 et 24 chromosomes. Ayant remarqué que ces nombres étaient tous des multiples de 6, ils admettent que ces espèces sont des polyploïdes de la série $x = 6$.

Venkatasubban (1946) ajoute le nombre chromosomique de deux autres espéces à la liste déjà existante : $2n = 22$ chez le *K. atrovirens* ainsi que chez le *K. speciosa*. Envisageant ce nombre dans le cadre de ceux trouvés précédemment, il le considère comme dérivant de $2n = 24$ par perte d'une paire de chromosomes ou double fusion de deux chromosomes bout à bout. Les *K. atrovirens* et *K. speciosa* seraient donc des tétraploïdes de cette même série.

Un dénombrement effectué par Sharma et Bhattacharyya (1959) dans les cellules des *K. galanga*, *K. ovalifolia*, *K. angustifolia* a révélé la présence, respectivement de 22, 22 et 54 chromosomes somatiques. Ils préfèrent adopter le nombre de base $x = 11$ pour ce genre, expliquant les nombres 24 et 54 comme résultant de ses multiples directs les plus proches par gain ou duplication de chromosomes pour le premier, perte ou fusion pour le second.

Notre travail portant sur le *K. involucrata* nous a permis de mettre en évidence la présence de 22 chromosomes dans les plaques équatoriales des cellules méristématiques radiculaires. Malheureusement, nous n'avons pu les apparier de façon suffisamment certaine, en raison de leurs tailles et de leurs formes voisines pour en déduire le degré de polyploïdie de cette espèce. Nous avons trouvé 4 chromosomes de 4 μ, par conséquent plus longs que les autres, mais ils semblaient se répartir en deux et deux; nous ne pouvons donc tirer de cette observation des conclusions très valables, deux hypothèses restant également plausibles : celle qui admet la tétraploïdie de cette plante à partir d'un nombre primitif $x = 6$ d'une part, et celle qui voit son origine dans la série $x = 11$ d'autre part. Toutefois, il nous paraîtrait peut-être plus vraisemblable d'adopter, ainsi que Sharma et Bhattacharyya, la seconde. En effet, les espèces comptées à $2n = 54$ seraient nonaploïdes et ceci doit se rencontrer assez rarement dans la nature. Nous pensons donc plutôt qu'elles appartiendraient à la série $x = 11$ et qu'elles auraient perdu un chromosome. Par ailleurs, les 22 chromosomes observés sur les plaques somatiques du *K. involucrata* ont, malgré quelques petites variations, des longueurs assez proches : il paraît donc difficile d'admettre que, parmi eux, deux résulteraient de la fusion de deux chromosomes, dans ce cas beaucoup plus petits et dont la présence n'aurait jamais été décelée dans ce genre.

Nous supposons donc que le seul nombre de base qui caractérise le genre *Kaempferia* est $x = 11$. Il ne peut, en effet, y avoir coexistence des nombres $x = 11$ et $x = 6$ car nous aurions alors pour une même espèce, le *K. rotunda L.*, ces deux origines différentes, ce qui paraît peu vraisemblable : il est plus logique de voir là des degrés de polyploïdie différents, à l'intérieur d'une même série. Ce nombre de base $x = 11$ résulterait peut-être de celui fréquemment rencontré dans la famille comme nous le verrons plus loin, $x = 12$, par perte d'un chromosome.

Genre Curcuma :

Le genre *Curcuma* a été très étudié. Il semble que la majorité de ses espèces ait posé des problèmes aux auteurs qui s'y sont intéressés. De l'examen de la liste des nombres chromosomiques établie, il ressort en effet que, pour une même plante, les résultats sont assez hétérogènes : ainsi, pour le *Curcuma longa* par exemple, Sugiura

Source : MNHN, Paris

(1928 et 1936) a compté 64 chromosomes, Sato (1948) 32, Raghavan et Venkatasubban (1943) 62, Sharma et Bhattacharyya (1959) 62 et Ramchandran (1961) 63. Ces différents chercheurs ont également trouvé, dans ce genre, des plantes á $2n = 42$, $2n = 64$, et $2n = 86$. D'aprés Raghavan et Venkatasubban, les espéces examinées seraient des allopolyploïdes issus d'un croisement entre formes ancestrales á $x = 12$ et á $x = 9$.

Sharma et Bhattacharyya pensent que les variations du nombre chromosomique à l'intérieur d'une espèce proviendraient du fait que, selon les tissus, les cellules ne renfermeraient pas le même stock de chromosomes, mais que, cependant, la majorité d'entre elles posséderaient $2n$. Le fait que de telles plantes peuvent survivre, expliquent-ils, est dû á ce que leurs modalités de reproduction sont exclusivement végétatives. Pour ces auteurs, toutes les espéces de ce genre auraient pour origine des formes où $n = 16$.

Ramchandran (1961) admet pour l'ensemble du genre *Curcuma*, le nombre de base $x = 21$; il considére que ce nombre, trop élevé pour être primaire, dériverait, par allodiploïdie, des nombres $x = 9$ et $x = 12$ rencontrés dans d'autres genres de la famille des Zingibéracées. Les différences trouvées chez le *C. aromatica*, par exemple, seraient alors fonction du degré de polyploïdie : $2n = 42$ serait une forme diploïde, $2n = 63$ une forme triploïde, $2n = 86$ une forme tétraploïde qui, par duplication, aurait gagné deux chromosomes. Ramchandran, qui a étudié en détail la mitose chez les *C. decipiens* ($2n = 42$) et *C. longa* ($2n = 63$), a pu confirmer la nature diploïde de la premiére espéce et celle autotriploïde de la seconde où, malgré la petite taille des chromosomes, cet auteur a pu mettre en évidence un haut pourcentage d'associations trivalentes. La stérilité observée chez le *C. longa* serait due à la constitution chromosomique de cette plante.

Nous n'avons pu personnellement, faute de matériel utilisable, effectuer des comptages à l'intérieur de ce groupe. Cependant, l'hypothése émise par Ramchandran et auparavant par Raghavan et Venkatasubban nous satisfaisant, nous admettrons pour le genre *Curcuma* l'existence du nombre de base dérivé $x = 21$ dont nous tenterons ultérieurement d'expliquer l'origine.

Genre Roscoea :

Une seule espéce, le *R. alpina*, a été étudiée par Sharma et Bhattacharyya en 1959, puis par Malik en 1961. Ils s'accordent pour trouver, dans les cellules de la région du méristéme radiculaire, la présence de 24 chromosomes somatiques.

Notre recherche chez le *R. purpurea* nous conduit au même résultat. Lors de l'examen des plaques métaphasiques nous avons noté l'existence de deux chromosomes beaucoup plus petits que les autres, de deux beaucoup plus longs et de forme caractéristique, et enfin, de deux réalisant une figure symétrique par rapport á un plan qui passerait par leurs extrémités amincies. Tenant compte du nombre chromosomique déterminé, $2n = 24$ d'une part, et de ces quelques observations d'autre part, nous pouvons penser que cette plante est une forme diploïde d'une série $x = 12$. Il en est probablement de même pour les autres espèces de ce genre.

Nous admettrons donc, chez *Roscoea*, le nombre de base $x = 12$.

Genre Cautleya :

Un dénombrement effectué dans les cellules du *C. spicata* par Sharma et Bhattacharyya en 1959 a révélé la présence de 34 chromosomes somatiques. Des ressemblances dans les caractéres morphologiques entre les plantes appartenant á ce genre et celles du genre *Hedychium*, ainsi que la similitude du nombre de chromosomes dans ces deux groupes, conduisent ces mêmes auteurs à penser que peut-être ils représentent des rameaux d'une même lignée qui se seraient séparés trés tôt lors de l'évolution.

Par conséquent, le genre *Cautleya* aurait pour nombre de base $x = 17$ qui ne semble pas devoir être primitif.

Source : MNHN, Paris

b. Globbées.

A l'intérieur de cette tribu seul le genre *Globba* a fait l'objet de travaux de caryologie. Les *G. racemosa*, *G. Hookeri*, examinés par Sharma et Bhattacharyya (1959) possèdent respectivement 24 et 22 chromosomes. Ces mêmes auteurs ont établi $2n = 44$ chez le *G. bulbifera* alors qu'un dénombrement fait par Raghavan et Venkatasubban (1943) donne pour cette même plante $2n = 48$.

Sharma et Bhattacharyya en ont déduit que, pour cette série de végétaux, deux origines étaient également plausibles, $x = 11$, ou $x = 12$. Par ailleurs, ces mêmes auteurs ont remarqué que les caractères morphologiques de ces plantes et de celles rattachées aux genres *Aframomum*, *Amomum* et *Elettaria* étaient voisins; ayant envisagé que ces dernières avaient pour nombre de base $x = 12$, ils pensent que, peut-être, mais sans rien affirmer, les différentes espèces de ce genre seraient le résultat d'une polyploïdie à base 12.

Nos observations personnelles, effectuées sur les *G. Winnitii* et *G. Schomburgkii*, possédant l'un et l'autre 48 chromosomes, sembleraient appuyer cette dernière hypothèse, d'autant plus qu'ils appartiennent à la même section, la troisième (*Marantella*), que le *G. bulbifera*.

c. Zingibérées.

Genre Zingiber :

Selon les espèces, les nombres chromosomiques déterminés par Raghavan et Venkatasubban, Sharma et Bhattacharyya, Morinaga, Chakravorti, Sugiura, Sato, sont faibles ou élevés, variant entre 22 et 55, mais tous sont des multiples de 11 à l'exception de $2n = 24$ trouvé par Takahashi chez le *Z. officinale*. En 1945, Janaki Ammal a découvert, chez cette même plante, en plus des 22 chromosomes régulièrement comptés par les autres auteurs, la présence de 2 « B » chromosomes dont l'origine n'est pas encore expliquée aujourd'hui. Ce sont peut-être ces mêmes chromosomes, qui, observés déjà par Takahashi, l'avaient amené à admettre pour cette espèce $2n = 24$. Notre travail a eu pour résultat de signaler, chez le *Z. officinale*, l'existence de 66 chromosomes somatiques.

Il semblerait donc que $x = 11$ soit le nombre de base du genre *Zingiber*. Toutes les espèces étudiées présenteraient seulement, comme différences entre elles, des degrés de polyploïdie variés, ce qui s'explique très bien, car la plupart d'entre elles, cultivées dans un but économique, sont sélectionnées en vue de la production : une plante hautement polyploïde serait plus intéressante, puisqu'elle doit fournir des rhizomes beaucoup plus gros que les autres.

Genres Aframomum, Amomum, Phaeomeria, Elettaria, Burbidgea :

L'étude des plaques métaphasiques que nous avons faites chez l'*Aframomum granum paradisi* nous a montré la présence de 48 chromosomes somatiques, qui semblent se répartir par groupes de quatre. Nous serions tentés d'admettre qu'il s'agit d'une plante tétraploïde ayant $x = 12$ pour nombre de base.

N'est-ce pas aussi l'hypothèse que présentent Sharma et Bhattacharyya (1959) qui trouvent $2n = 48$ chez l'*Amomum subulatum* et admettent la possibilité du nombre de base dérivé $x = 12$ pour ce genre, comme l'avait proposé en 1946 Venkatasubban.

Celui-ci en effet interprète l'*Amomum magnificum*, pour lequel il compte 48 chromosomes somatiques, comme étant une espèce tétraploïde, car il a vu se reformer 4 nucléoles dans les noyaux télophasiques. Mais Chakravorti dénombre chez cette même espèce 52 chromosomes. Sharma et Bhattacharyya pensent que cette variation résulterait de conditions écologiques différentes, amenant la duplication de certains chromosomes, et ils estiment que cette espèce a pour nombre de base $x = 12$.

Source : MNHN, Paris

Il convient de remarquer que l'*A. magnificum* est habituellement considéré comme un *Phaeomeria* et qu'il est alors appelé *P. magnifica* (Rosc.) K. Schum. Or Boehm (1931) observe également 48 chromosomes somatiques chez le *P. atropurpurea.*

C'est encore 48 chromosomes qu'observent chez l'*Elettaria cardamomum* Gregory (1936), Sharma et Bhattacharyya (*loc. cit.*) et Sato (1960) au cours de la mitose. Par contre Chakravorti (*loc. cit.*) retrouve encore chez cette espèce 52 chromosomes somatiques. Nos recherches confirment les résultats des premiers auteurs.

Chez le *Burbidgea schizocheila* nous avons mis en évidence, lors de la métaphase, 48 chromosomes. C'est la seule espèce de ce genre qui a fait l'objet de travaux caryologiques, du moins à notre connaissance.

Étant donné le faible pourcentage de dénombrements effectués dans ces genres, nous ne pouvons établir avec certitude le nombre de base de ces derniers; toutefois, ces plantes, très semblables entre elles dans leur aspect, et très voisines aussi de celles rencontrées dans le genre *Amomum* pour lequel nous avons établi $x = 12$, sembleraient également appartenir à une série $x = 12$.

Genre Alpinia :

Les différents auteurs qui se sont intéressés à ce genre, Raghavan et Venkatasubban (1943), Sato (1948), Chakravorti (1948), Venkatasubban (1946), ont trouvé $2n = 48$ chez toutes les espèces. Raghavan et Venkatasubban ont fréquemment vu, chez l'*A. allughas* lors de la prophase, 4 prochromosomes attachés à un seul nucléole. Chez l'*A. calcarata*, ils ont retrouvé un phénomène identique, et ont même observé, au cours de la télophase, la fusion de 4 petits nucléoles en 1 seul plus volumineux. Pour notre part, nous avons compté 48 chromosomes somatiques chez l'*A. coerulea*; une observation attentive de leur taille et de leur forme nous a permis de grouper par quatre ceux d'entre eux qui étaient les plus caractéristiques. Nous pouvons donc envisager pour toutes ces espèces une tétraploïdie de base $x = 12$.

Le genre *Alpinia*, chez lequel toutes les plantes examinées présentent le même nombre de chromosomes, se caractérise ainsi par une extrême stabilité et doit être pour cette raison assez ancien.

2. COSTOIDÉES

Genre Costus :

Ce genre est assez bien connu, car la plupart des auteurs déjà cités s'y sont intéressés. Toutes les espèces étudiées ont un nombre haploïde de chromosomes égal à 9 ou à ses multiples, à quelques exceptions près : le *C. cylindricus*, pour lequel Boehm (1931) a établi le nombre $2n = 16$, et un *C. sp.* chez qui Chakravorti (1948) a révélé la présence de 44 chromosomes somatiques. Le nombre chromosomique signalé par Venkatasubban (1946) chez le *C. musaicus* : $2n = 102?$ 108? qui est une plante cultivée, s'explique par un très haut degré de polyploïdie résultant d'une sélection. Une étude de Simmonds chez le *C. speciosus* var. *sericea* a donné, pour cette espèce, $2n = 27$ et elle serait triploïde. C'est une plante cultivée rhizomateuse à graines stériles, se reproduisant exclusivement par voie végétative, et chez laquelle l'allotriploïdie observée résulterait d'une hybridation entre une plante tétraploïde et une plante diploïde du même genre.

Nos travaux personnels nous ont permis de compter 27 chromosomes chez le *C. Lucanusianus*, lors de la mitose somatique. Nous avons noté un agencement particulier de certains d'entre eux en triangles, en éventails, ou tout simplement en groupes de trois disposés parallèlement les uns aux autres. D'autre part, nous avons retrouvé, sur toutes les plaques équatoriales métaphasiques, 3 chromosomes identiques et de

Source : MNHN, Paris

forme bien différente des autres. Le *C. Lucanusianus* semble donc être lui aussi une forme triploïde de la série $x = 9$. Celle-ci aurait pour origine un nombre de base plus primitif qui pourrait être $x = 3$, en ayant peut-être un stade intermédiaire commun à toutes les Zingibéracées, $x = 6$.

Toutes ces considérations nous amènent à penser que les espèces du genre *Costus* étudiées jusqu'à maintenant et quels que soient leurs habitats (certains sont américains : les *C. Friedrichsenii*, *C. pictus*, *C. Malorticanus*, *C. discolor*, *C. cylindricus*, *C. niveo-purpureus*, d'autres sont africains : les *C. Lucanusianus*, *C. afer*, *C. bicolor*, un enfin de Java, le *C. speciosus*) sont des polyploïdes à des degrés différents de la même série, et que celles où le nombre chromosomique n'est pas un multiple direct du nombre de base établi en seraient dérivées par perte ou fusion d'une paire de chromosomes.

*
* *

A la suite de cette discussion, nous pouvons dire que les Zingibéracées apparaissent hétérogènes si on les juge d'après leurs caractères caryologiques, car les nombres haploïdes de chromosomes rencontrés chez les différentes espèces sont assez variés. Nous avons pu établir pour les différents genres l'existence des nombres de base $x = 9$, 11, 12, 17 et 21; certains genres possèdent eux-mêmes plusieurs de ces nombres de base. Une étude attentive montre également que, dans la sous-famille des Zingibéroidées, le nombre $x = 12$ est le plus fréquent, puisqu'on le retrouve chez les genres *Roscoea*, *Globba*, *Amomum*, *Phaeomeria*, *Elettaria*, *Burbidgea* et *Alpinia*, que, dans celle des Costoidées, le nombre $x = 9$ paraît unique (5). Chez les Zingibéracées, comme chez les autres Scitaminées, ces nombres de base sont trop élevés pour qu'ils puissent être considérés comme primitifs. D'autant plus que ces végétaux possèdent des caractères morphologiques et anatomiques évolués (Tomlinson en 1962 le souligne), et doivent représenter des éléments récents des phylums.

Si nous admettons qu'elles ont une souche commune avec les Musacées, que nous pouvons appeler avec Tomlinson (*loc. cit*) Protoscitaminées, leurs nombres chromosomiques actuels doivent dériver des nombres de base $x = 3$, $x = 4$, ou $x = 5$. La dominance simultanée des nombres $x = 12$ et $x = 9$ (6) nous amène d'abord à songer, comme nous l'avons fait pour les *Heliconia*, qu'ils dérivent l'un et l'autre de $x = 3$, soit directement par polyploïdie, soit par croisement entre des plantes appartenant à deux séries de bases $x = 3$ et $x = 6$, celle-ci dérivant de la première par addition ou multiplication d'équipements chromosomiques originels. En pensant à l'homogénéité de cette famille reconnue par tous les auteurs, nous pourrions admettre que les nombres dérivés $x = 11$ et $x = 17$ résulteraient, le premier de $x = 12$ par perte d'un chromosome, le second d'hybridations entre des plantes appartenant à des séries de bases $x = 11$ et $x = 6$. De même le nombre de base $x = 21$, trouvé jusqu'à présent chez le seul genre *Curcuma*, aurait-il son origine chez une plante ayant $2n = 22$ de la série $x = 11$ et qui aurait perdu un chromosome. Il peut aussi provenir d'une alloploïdie entre plantes de bases $x = 9$ et $x = 12$; mais on peut supposer que cet $x = 9$ est vraisemblablement différent de celui qui caractérise les Costoidées.

Il semble probable que les plantes ayant 12 chromosomes aient été nombreuses et que leurs génomes, quoique voisins, aient pu présenter quelques légères différences, si bien que, à la faveur de multiples croisements entre elles, soit par autopolyploïdie, soit par alloploïdie, serait apparue toute une gamme d'espèces nouvelles à nombres

(5) P. J. M. Maas nous signalait au cours d'une conversation en juillet 1967 qu'il avait retrouvé $x = 9$ chez certains *Dimerocostus* possédant 27 chromosomes.

(6) Au cours de cette même conversation, P. J. M. Maas nous indiquait également qu'il avait observé chez les *Renealmia* (Zingibérées) une série polyploïde de base $x = 9$ ($2n = 27$, 36 et 45).

Source : MNHN, Paris

de base variés et dérivant tous d'une même origine. Cela expliquerait la diversité des résultats caryologiques obtenus et les liens qui cependant paraissent les unir.

Toutes ces considérations sont purement hypothétiques, car nous n'avons jamais rencontré une espéce á $2n = 6$ ou $2n = 12$ chromosomes. D'un autre côté, l'absence de séries pouvant avoir pour origine $x = 7$, $x = 8$ et $x = 10$, indique, semble-t-il, que ces nombres eux-mêmes dérivés de $x = 4$, $x = 3$ et $x = 5$ n'interviennent pas chez les Zingibéracées. Elle expliquerait peut-être ce qui fait á la fois leur originalité et leur homogénéité, amenant TOMLINSON á les isoler dans l'ordre des Scitaminées (*cf.* son schéma p. 209 [1962]). Il convient de remarquer aussi que la polyploïdie est largement répandue chez les Zingibéracées, puisque dans presque tous les genres il existe de véritables séries polyploïdes. Ce sont pour la plupart des plantes tropicales et nous savons que la polyploïdie a pu être induite par des températures élevées. Nous avons aussi fréquemment noté dans chaque genre la présence de nombres chromosomiques aneuploïdes. Il est trés intéressant de remarquer dans certains cas l'existence de plusieurs nombres chromosomiques pour une seule espéce. Si nous tenons compte simultanément de tous ces éléments, il est possible de dire que la polyploïdie et l'aneuploïdie toutes deux réunies sont responsables de l'évolution de chacun des genres dans la famille des Zingibéracées. Toutefois nous avons trés rarement observé des plantes ayant un haut degré de polyploïdie; SHARMA et BHATTACHARYYA expliquent cela par le fait qu'elles ne seraient pas capables de survivre.

Compte tenu de ce que nous venons de dire, nous pouvous admettre que l'évolution, dans cette famille, s'est faite par passage d'une série primitive où x était égal á 3 á des séries d'ordre supérieur chez lesquelles $x = 9$, 11, 12 17 et 21 par l'intermédiaire de séries de base $x = 6$. Nous avons résumé ces mécanismes dont nous reconnaissons le caractère hypothétique, dans le schéma 3 construit à partir des différents nombres de base trouvés; pour tenir compte des résultats communiqués par P.J.M. MAAS á propos des *Renealmia*, il faudrait inscrire le chiffre 9 dans les lignes de tirets joignant d'une part 6 et 3 et d'autre part 21.

Son examen met immédiatement en évidence que trés tôt deux grands groupes se sont séparés pour évoluer indépendamment. Ils correspondent aux deux sous-familles établies par K. SCHUMANN, les Zingibéroidées et les Costoidées. Cet auteur a été tenté, en raison de leurs nombreuses différences — structures végétatives, présence de glandes nectarifères et poches á essences chez les premiéres alors qu'elles sont absentes chez les secondes — de les séparer et d'en faire deux familles particuliéres. Cependant il a cru préférable de les garder réunies en une même famille en raison de la structure de leurs fleurs et de leurs fruits qui sont comparables. TOMLINSON (1962), reprenant le point de vue de NAKAI (*loc. cit.*), estime qu'il faut considérer ces deux groupes de végétaux comme deux familles, ayant une origine commune, mais bien distinctes par de nombreux caractéres anatomiques, par exemple, la présence de canaux aérifères confondus avec les nervures principales chez les Zingibéracées privées des Costoidées, alors que chez les Costacées ces canaux sont réduits et souvent même absents.

Les données caryologiques présentées ici viennent appuyer ce point de vue. En effet le schéma 3 montre également que l'ensemble des Costoidées ou des Costacées est homogène, comme SCHUMANN le supposait d'ailleurs, puisqu'il n'estimait pas utile de le subdiviser. N'est-ce pas ce que semblent confirmer les résultats caryologiques (pour elles x = 9), certes connus pour deux seulement des quatre genres qu'elle rassemblent : le genre *Costus*, qui est cosmopolite, bien qu'ayant plus de représentants dans l'Ancien Monde que dans le Nouveau, et le genre *Dimerocostus* qui est exclusivement américain.

Par contre notre schéma montre que la sous-famille des Zingibéroidées ou la famille des Zingibéracées *sensu stricto* est un grand groupe bétérogène dont la division

Source : MNHN, Paris

en trois tribus proposée par SCHUMANN ne correspond pas nettement à celle que pourrait suggérer la caryologie. Or il est intéressant de noter que HOLTTUM (1950) fait déjà une critique du système de SCHUMANN d'après les seuls critères morphologiques, en s'appuyant sur les caractères des inflorescences et des bractées. Il présente alors une nouvelle distribution des genres entre trois tribus qui correspond sensiblement à celle qu'on peut actuellement établir en ne tenant compte que des nombres chromosomiques de base.

Z I N G I B E R O I D E A E

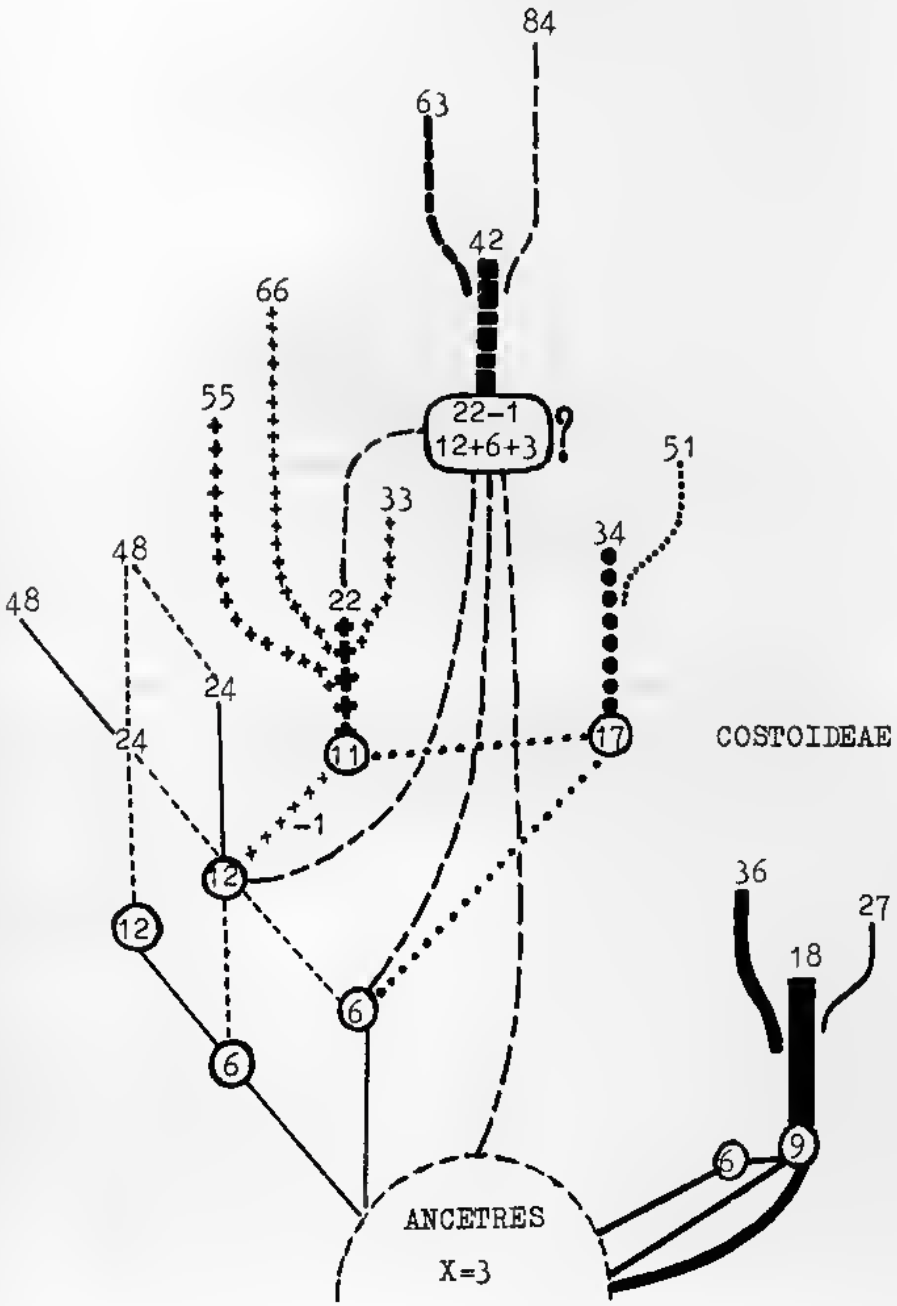


SCHÉMA 3

Source : MNHN, Paris

HOLTTUM admet sans changement la tribu des Globbées, qui rassemble des plantes ayant toutes des staminodes latéraux pétaloïdes, mais surtout remarquables par leur ovaire uniloculaire à placentation pariétale. Le genre *Globba* est caractérisé par le nombre chromosomique de base $x = 12$, dont dériverait un nombre de base secondaire $x = 11$, observé seulement chez une espèce.

Par contre il modifie les deux autres tribus. Constatant que les *Zingiber* possèdent, comme les Hédychiées, des staminodes latéraux pétaloïdes, un ovaire triloculaire à placentation axile comme beaucoup d'entre elles (les autres ont un ovaire uniloculaire et une placentation ou basale ou insérée sur une colonne centrale), il les intègre à cette tribu. Du point de vue de la caryologie ce transfert paraît justifié puisque le genre *Zingiber* a pour nombre de base $x = 11$, comme le genre *Kaempferia* et certains *Hedychium*; puis, dérivant de ce nombre, on observe les nombres $x = 17$ (*Hedychium*, *Cautleya*) et $x = 12$ existant encore chez quelques *Hedychium* et chez les *Roscoea*. Cette tribu, par la diversité des nombres de base caractéristiques, paraît plus évoluée que la précédente.

La tribu des Zingibérées privées du genre *Zingiber* — HOLTTUM propose de l'appeler Alpiniées — devient alors fort homogène : du point de vue de la morphologie, les genres qui y sont groupés n'ont plus de staminodes latéraux ou, s'ils en ont encore, ils ne sont plus pétaloïdes et ne sont plus représentés que par de petites dents ou de courts appendices linéaires situés à la base du labelle; du point de vue de la caryologie, ces mêmes figures ne présentent plus qu'un seul nombre de base, $x = 12$, si l'on en juge d'après la liste des nombres chromosomiques présentée ici. Il convient maintenant d'y ajouter le nombre $x = 9$ mis en évidence par P.J.M. MAAS pour le genre *Renealmia* (*cf.* note infrapaginale p. 101).

Cependant il n'y a pas une concordance parfaite entre la classification de HOLTTUM et celle que suggère la caryologie. En effet d'après l'état de développement des staminodes latéraux, il paraît y avoir d'étroites affinités entre les Globbées et les Hédychiées et un certain isolement des Alpiniées; or, d'après le nombre des chromosomes, celles-ci sont très proches des Globbées ($2n = 48$) alors que les Hédychiées, en raison de la diversité de leurs nombres chromosomiques, semblent se séparer d'elles. Mais peut-être ont-elles simplement atteint un degré d'évolution supérieur à celui des deux autres tribus.

Ces apparentes contradictions ne signifient-elles pas que la subdivision en trois tribus des Zingibéroidées n'a pas une valeur phylogénétique réelle? Sans doute faut-il considérer celles-ci comme formant une unique tribu dans laquelle les différents genres se trouveraient à divers moments de leur évolution. C'est ce que pensait autrefois BENTHAM. Les données biochimiques réunies par HEGNAUER n'apportent pas d'arguments susceptibles de justifier la valeur taxinomique des trois tribus. TOMLINSON (1956, p. 590), s'il reconnaît que le genre *Zingiber* occupe une position plus naturelle chez les Hédychiées, confirmée par le caractère du plan d'insertion foliaire, qui est commun aux Globbées et aux Hédychiées, estime qu'il n'y a aucun fait anatomique fondamental permettant de réellement distinguer les tribus.

Il semble donc que, malgré la diversité de leurs caractères anatomiques et morphologiques, malgré la diversité de leurs nombres chromosomiques de base, les Zingibéroidées forment une unité systématique naturelle encore douée de dynamisme évolutif et distincte des Costoidées. Celles-ci, en raison de leur nombre chromosomique de base unique, paraissent avoir présentement perdu ce pouvoir d'évolution, comme nous le constaterons aussi pour les Cannacées. C'est peut-être là un argument s'ajoutant aux autres pour accepter l'opinion de NAKAI et de TOMLINSON et admettre qu'il s'agit de deux familles véritables ayant cependant une origine commune.

Source : MNHN, Paris

III. LES CANNACÉES

Le genre *Canna* constitue à lui seul la famille des Cannacées. Celles-ci, comme les Marantacées, possèdent un androcée réduit à une demi-étamine fertile et à des pièces pétaloïdes, un calice formé de sépales libres ou seulement soudés à la base, ce qui les distingue des Zingibéracées. Mais les Cannacées se séparent des Marantacées par leur ovaire triloculaire où se développent de nombreux ovules et par leurs feuilles démunies de pétioles nets. De nombreuses variétés horticoles sont remarquables par leur port, par les dimensions et la beauté de leurs fleurs. KRAENZLIN, en 1912, dans la monographie du Pflanzenreich, reconnaissait une cinquantaine d'espèces botaniques, presque toutes américaines, puisque cinq seulement sont originaires du Sud-Est asiatique et une seule de l'Afrique.

Il existe déjà plusieurs dénombrements chromosomiques et des données caryologiques, la description du noyau en particulier, pour quelques espèces. Il a paru cependant intéressant d'examiner un *Canna* botanique et une variété horticole afin de comparer la structure nucléaire et le déroulement de la mitose à ceux des autres Scitaminées, bien qu'il ne s'agisse pas de végétaux cultivés dans les Serres du Muséum : l'espèce est présentée dans l'École de Botanique, la variété sert à la décoration du jardin.

RECHERCHES PERSONNELLES

MATÉRIEL

Canna indica L. Amérique Centrale et Iles voisines.
Canna hortensis Guillaumin cultivar. *Centenaire de Rozaint-Boucharlat.*

Le matériel fixé consiste en de jeunes boutons floraux pour le *Canna indica* dans lesquels il n'a malheureusement pas été possible d'observer d'autres stades de la méiose que le synizésis, en des méristèmes radiculaires prélevés sur des pieds en pot avant leur plantation dans le jardin pour le cultivar.

DESCRIPTION DES PHÉNOMÈNES CARYOLOGIQUES

La structure nucléaire et l'évolution mitotique sont très comparables chez les deux plantes, malgré la différence des tissus examinés. Cette homogénéité n'est pas surprenante, si l'on pense que TOMLINSON (1960) constate également une très grande uniformité dans la morphologie des organes végétatifs et de l'anatomie de divers *Canna*.

1. Stades chromosomiques.

MÉTAPHASE ET ANAPHASE.

Ces deux phases sont très régulières. Il suffit de décrire ici les équipements chromosomiques de ces deux plantes.

Canna indica :

Dans les tissus somatiques des jeunes boutons floraux, les cellules sont assez petites et le diamètre des plaques équatoriales observées, dont le contour est grossièrement circulaire, oscille entre 5,5 μ et à peine 7 μ.

Les 18 chromosomes ont une moyenne épaisseur de 0,3 μ et leur constriction primaire est souvent discernable. Ils peuvent généralement être tous appariés d'après leur forme et leurs dimensions respectives (pl. XIII, fig. 4 et pl. XVII, photo 5).

Deux chromosomes sont toujours reconnaissables par leur longueur, environ 3 μ, et par leurs deux bras légèrement infléchis, inégaux; le plus court correspond sensi-

Source : MNHN, Paris

blement aux deux tiers de l'autre. Quatre chromosomes, ayant une constriction submédiane, forment deux couples distincts par leurs tailles respectives, près de 2,5 μ pour l'un, un peu plus de 2 μ pour l'autre. Aussi grands que ceux-ci, deux chromosomes sont isobrachiaux. Également longs de 2 μ, quatre chromosomes forment deux paires remarquables par leurs bras légèrement ou fortement dissemblables. Les six derniers, ayant habituellement un aspect de bâtonnet, peuvent être appariés d'après leur longueur décroissante.

Canna hortensis cultivar. *Centenaire de Rozaint-Boucharlat.*

Dans les méristèmes radiculaires, les cellules sont légèrement plus grandes et présentent des contours plus variés que celles des tissus floraux. Les chromosomes dessinent alors des plaques équatoriales, les unes grossièrement circulaires, les autres plus ou moins elliptiques, dont les diamètres ou les axes ont une longueur variant entre 5,5 μ et 8 μ.

Il y a ici encore 18 chromosomes, épais de 0,4 μ; et présentant généralement une constriction primaire visible. A quelques détails près, ils ressemblent beaucoup à ceux du *C. indica*. Les chromosomes les plus longs, 3 μ, ont la dissymétrie de leurs bras inégaux moins marquée. Elle est au contraire nette chez deux chromosomes atteignant 2,5 μ et dont le plus grand bras est presque toujours formé de deux segments. Sensiblement isobrachiaux, quatre chromosomes ont à peu près la même taille que les précédents. Quatre autres, à peine plus courts, ont un petit et un grand bras; celui-ci paraît parfois cassé par une constriction secondaire. On reconnaît encore une paire à ses chromosomes subégaux mesurant 2 μ, et deux autres couples, dont les chromosomes, de même taille, 2,6 μ, ont les premiers un bras court (0,6 μ) et les seconds deux bras quasi semblables (pl. XIII, fig. 3 et pl. XVII, photo. 6).

2. Stades nucléaires.

Dès leur arrivée aux pôles, les chromosomes commencent leur déspiralisation. Serpentant autour du nucléole qui ne tarde pas à réapparaître, les chromonèmas, d'abord très chromatiques, et relativement courts, puis beaucoup plus longs, traversent en tout sens la caryolymphe enclose dans la membrane nucléaire reconstituée. Peu à peu s'organise un réseau grêle, pâle, mais net car l'enchylème demeure incolore, et sur lequel subsistent çà et là des chromocentres toujours bien colorés. Ces phénomènes finissent par donner un noyau interphasique de type semi-réticulé, tout à fait comparable à celui observé par Cécile Delay (*loc. cit*) justement chez le *C. indica*. On y retrouve la dizaine de chromocentres granuleux qu'elle signale. Il s'agit donc de noyaux disréticulés de type B, puisque le nombre des chromocentres est inférieur à celui des chromosomes (pl. XIII, fig. 5 et pl. XVII, photo. 7).

Les noyaux quiescents présentent un semi-réseau grisâtre, se détachant bien sur le fond incolore, et montrent de place en place des chromocentres très petits, à l'exception de l'un d'eux dont le diamètre peut atteindre 0,3 μ, presque aussi nombreux que les chromosomes. Dans la coiffe les noyaux ont un aspect comparable, mais le nucléole est moins gros; il a à peine 2 μ de diamètre.

Au cours de la prophase, on observe tous les stades de l'évolution chromatique caractéristiques des noyaux semi-réticulés.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

1. La structure nucléaire et les chromosomes.

La structure semi-réticulée chromocentrique des noyaux interphasiques observée aussi bien par Cécile Delay que par nous correspond aux dimensions des chromosomes métaphasiques, dont les plus longs ne dépassent pas 3 μ. Chez les *Canna* les éléments

Source : MNHN, Paris

du semi-réticulum sont plus nettement visibles que chez la plupart des Scitaminées. Ils rappellent tout à fait ceux des *Strelitzia* ou du *Ravenala* qui sont considérés comme des formes primitives. Sans doute les Cannacées ont-elles gardé une structure nucléaire relativement ancienne alors que par leurs fleurs elles paraissent être très spécialisées.

L'aspect des chromosomes somatiques observés ici, et spécialement ceux observés dans les méristèmes radiculaires, rappelle tout à fait celui des chromosomes dessinés par différents auteurs, TORUGAWA et KUWADA, VENKATASUBBAN, SATO en particulier, pour des espèces ou des formes horticoles variées. Cette constatation amène à penser que le genre *Canna* possède une grande homogénéité.

2. Liste des nombres chromosomiques.

	n	*2n*	
SOUS-GENRE II : *Eucanna* Bak.			
Section I *Bialatae :*			
Canna discolor Lindl.		18	OFFERIJNS 1935.
C. lutea Mill.		18	OFFERIJNS 1935.
C. humilis Bouché.		18	OOMEN 1948.
Section II *Trialatae :*			
Canna flaccida Salisb.		18	HEITZ 1927.
		18	BELLING 1927.
C. glauca L.	9		HONING 1923.
		18	OOMEN 1948.
		18	SATO 1960.
C. glauca var. Pur Yellow.	9	18	OFFERIJNS 1938.
C. indica L.	3	6	WIEGAND 1900.
	8		KOERNICKE 1903.
		16	HONING 1915 (7).
	9		HONING 1923.
		18	HEITZ 1927.
	9		SCHAEDE 1928.
	9		KRACAUER 1930.
		18	HAMEL.
C. glauca × *indica.*	9		HONING 1928.
C. limbata Rosc. = *C. aureo-vittata* Lodd.		18	HONING 1928.
C. aureo-vittata var. *Gigas.*		36	HONING 1928.
C. edulis Ker.	9		BELLING 1927.
		27	VENKATASUBBAN 1946.
		18	SIMMONDS 1954.
		18	SATO 1960.
C. × *hortensis* Guillaumin plusieurs variétés		18	OOMEN 1948.
18 variétés	9 18 ou 27		KUWADA 1918. TOKUGAWA et KUWADA 1924.
C. × *hortensis :* var. Firebird.	9 III		BELLING 1921 et 1925.

(7) D'après Honing 1923.

Source : MNHN, Paris

	n	$2n$	
var. Gladiator.	9 III		Belling 1921 et 1925
var. Pensylvania.	27 / 2	(nI + n'II + n"III)	Belling 1921 et 1925.
C. × *hortensis* var. Rozaint-Boucharlat		18	Hamel.

3. Essai de caryo-taxinomie des Cannacées.

L'examen de la liste des nombres chromosomiques montre d'abord qu'il n'y a aucun résultat pour les *Canna* groupés par Kraenzlin dans le premier sous-genre *Distemon*, dont la fleur ne présente pas de staminodes externes. Elle confirme par contre l'homogénéité du sous-genre *Eucanna*, caractérisé par la présence de ces staminodes externes, deux ou trois suivant la section. Les espèces de la première section, comme celles de la seconde, ont toutes actuellement pour nombre de base $x = 9$. Il ne semble pas en effet possible de retenir les dénombrements de Wiegand ($2n = 6$ et $n = 3$) faits au cours d'une étude consacrée au développement du sac embryonnaire chez le *Canna indica*. Ses dessins, comme les commentaires qu'il en donne, montrent qu'il a compté les bivalents et les chromosomes sur des vues latérales ou obliques, où ils n'étaient pas tous présents. Dès 1903, Koernicke critique cette interprétation et déclare avoir dénombré plusieurs fois 8 bivalents, mais il ne donne aucune figure. Grégoire (1912), sans donner sa source d'ailleurs, signale que les *Canna* ont six chromosomes (sans doute reprend-il le résultat de Wiegand) dans une controverse avec Dehorne sur la théorie du nombre diploïde des chromosomes somatiques; il ne s'intéresse qu'au fait que ce nombre soit pair. Retenir ce nombre comme ayant une valeur réelle dans une étude caryologique du genre *Canna* ne semble pas nécessaire.

Enfin si Honing, en 1915, pensait avoir observé 16 chromosomes somatiques chez le *Canna indica*, il comptait, en 1923, 9 bivalents chez cette espèce. En fait les espèces botaniques ont 18 chromosomes dans leurs cellules végétatives et 9 bivalents en métaphase I dans les cellules-mères du pollen. Une forme du *Canna edulis* étudiée par Venkatasubban est triploïde, puisqu'elle présente dans ses tissus somatiques 27 chromosomes qui peuvent être associés, remarque-t-il, par trois. Il en est de même chez certaines variétés horticoles, qui très souvent, lors de la réduction chromatique, ne présentent en métaphase I que des trivalents comme l'a montré Belling pour les variétés Gladiator et Firebird. Il existe aussi une forme tétraploïde, la variété Gigas du *C. aureo-vittata* décrite par Honing.

Le nombre chromosomique de base des *Canna* actuels est donc $x = 9$. Ce nombre est-il originel? N'est-il pas plutôt, comme pour les autres Scitaminées, un nombre dérivé? Deux hypothèses peuvent être alors envisagées. Ou bien, comme nous venons de le constater chez les *Costus*, ce nombre peut dériver de $x = 3 + x = 6$; ou bien il peut être le résultat de l'addition du nombre de base primitif $x = 4$ et du nombre dérivé $x = 5$, ainsi que nous l'avons constaté chez les Musacées. Il ne paraît pas possible de répondre maintenant à la question ainsi posée. Il semble préférable d'avoir envisagé la place occupée par cette famille dans l'ordre des Scitaminées.

IV. LES MARANTACÉES

La famille des Marantacées se compose d'environ 400 espèces réparties en 29 genres. Ces Monocotylédones tropicales ou subtropicales, rangées dans l'ordre des Zingibé-

Source : MNHN, Paris

rales, sont toutes des plantes herbacées, stolonifères, à rhizomes ou racines tubéreuses, caractérisées par la présence :

— de feuilles plus ou moins ligulées, stipulées, dont le pétiole possède, au sommet, une articulation anatomiquement différenciée;

— des fleurs hermaphrodites, asymétriques, vivement colorées, à l'androcée réduit à une seule étamine dont la moitié seulement est fertile, groupées en une inflorescence complexe;

— des fruits loculicides ou bacciformes renfermant des graines, sans albumen, mais avec périsperme, à embryon courbe.

Certaines ont l'aspect de lianes. Leur multiplication se fait presque exclusivement par voie végétative.

Les genres *Calathea* et *Maranta*, du continent américain, comprennent la majorité des espèces, les autres poussant dans les forêts humides ou marécageuses d'Afrique et d'Asie (Indo-Malaisie). Il faut remarquer que seul le genre *Thalia* est représenté à la fois en Amérique (où croissent onze espèces actuellement connues) et en Afrique par deux d'entre elles, à savoir : le *T. geniculata* et le *T. dealbata*.

Ces espèces constituent un véritable trait d'union entre les deux grandes zones de répartition géographique que représentent ces deux continents.

*
* *

Comme un certain nombre d'espèces de Marantacées cultivées dans les serres du Muséum n'avaient fait, jusqu'à ce jour, l'objet d'études caryologiques, nous avons pensé qu'il serait intéressant de compléter les travaux effectués par d'autres chercheurs dans cette discipline. Parallèlement aux dénombrements chromosomiques et à la description des idiogrammes, nous avons observé l'évolution chromosomique au cours de la mitose ainsi que le type nucléaire, aussi bien à l'état quiescent qu'en interphase. Les résultats obtenus sont comparés à ceux antérieurement publiés par les divers auteurs qui se sont occupés de la caryologie des Marantacées. L'ensemble de ces données caryologiques est ensuite utilisé pour en tirer des renseignements d'ordre taxinomique. En tenant compte également des travaux relatifs à la morphologie, à l'anatomie et à la phylogénie des plantes de cette famille, nous verrons s'il convient ou non de conserver sa séparation en deux tribus comme le préconise SCHUMANN.

*
* *

Les premières observations sont l'œuvre de LINNÉ (8) qui, vers 1780, étudie trois espèces de Marantées qu'il range dans les genres *Maranta*, *Thalia* et *Myrosma*. En 1782, LOUREIRO (8) définit le genre *Donax*; WILLDENOW (8), en 1798, celui qu'il appelle *Phrynium*. G.F.W. MEYER (8), en 1818, soustrait du genre *Maranta* plusieurs espèces qu'il rassemble sous le nom de *Calathea* obligeant à tracer par la suite une limite précise entre les genres *Calathea* et *Phrynium* considérés alors, et jusque vers 1850, comme synonymes l'un de l'autre.

C'est en 1862 que KOERNICKE (8), prenant en considération non seulement les fleurs, mais aussi les fruits et les graines, publie la première monographie importante de la tribu des Marantées.

BENTHAM et HOOKER, dans le « *Genera Plantarum* » (1880), établissent une nouvelle classification en se basant sur les caractères de l'ovaire. Ils placent cette tribu dans l'ordre des Scitaminées, à côté des Zingibérées, Cannées et Musées.

(8) Cités d'après K. Schumann (1902).

Source : MNHN, Paris

K. SCHUMANN, dans le « Pflanzenreich » (1902), élève ces tribus au rang de familles. Il distingue, chez les Marantacées, 26 genres (alors que KOERNICKE n'en décrivait que 12) qu'il sépare, comme ce dernier, en deux groupes ou tribus. En 1930, LOESENER reprend cette classification mais adopte le genre *Schumannianthus* créé par GAGNEPAIN tandis qu'il considère le genre *Actoplanes* comme synonyme de *Donax*.

Tribu I : PHRYNIÉES

GENRES.

Schumannianthus, Donax, Sarcophrynium, Thaumatococcus, Hybophrynium, Trachyphrynium, Stachyphrynium, Halopegia, Afrocalathea, Phrynium, Cominsia, Clinogyne, Monophrynium, Ctenophrynium, Calathea, Phacelophrynium.

Tribu II : MARANTÉES

GENRES.

Maranta, Saranthe, Myrosma, Stromanthe, Ctenanthe, Ischnosiphon, Pleiostachya, Monophyllanthe, Monotagma, Thalia.

RENDLE, WETTSTEIN, PULLE (9), LAWRENCE, reprennent cette classification. Dans la seconde édition de « The Families of Flowering Plants » HUTCHINSON regroupe les *Hybophrynium* et les *Trachyphrynium* sous le nom de ces derniers et introduit dans la tribu des Phryniées quatre nouveaux genres africains, à savoir : *Megaphrynium, Hupselodelphys, Haumania* et *Ataenida*. Il porte ainsi le nombre de genres à 29.

En 1961, TOMLINSON publie une étude morphologique et anatomique des Marantacées. Il constate que les divers genres répartis en deux tribus se distinguent par des détails de morphologie de la fleur ou de l'inflorescence, alors que l'aspect de la plante, dans un genre particulier, est souvent tout à fait différent. Il remarque également que, du point de vue anatomique, les deux tribus ne peuvent être distinguées par un quelconque caractère ou groupe de caractères. Pour cet auteur, les variations anatomiques observées à l'intérieur de la famille semblent être en corrélation bien plus avec la situation écologique et l'habitat de chaque espèce qu'avec la position taxinomique.

RECHERCHES PERSONNELLES

MATÉRIEL

Le matériel utilisé (15 espèces et variétés) a été prélevé sur des plantes cultivées dans les serres du Muséum :

Espèces	Origine géographique
Calathea Bachemiana Morren.	Brésil.
Calathea Lindeniana Wallis.	Pérou.
Calathea Makoyana Morren.	Brésil.
Calathea musaica Hort.	Am. trop.
Calathea ornata Koernicke.	Am. trop.
Calathea undulata Regel.	Am. trop.
Calathea virginalis Lind.	Am. trop.
Ctenanthe Lubbersiana Eichl.	Brésil.

(9) Cités d'après MELCHIOR (*loc. cit.*).

Source : MNHN, Paris

Espèces	Origine géographique
Ischnosiphon bambusaceus (Poepp. et Endl.) Koernicke.	Pérou.
Maranta depressa Morren.	Brésil.
Maranta leuconeura Morren var. *massangeana* Morren.	Brésil.
Marantochloa cuspidata Mil.-R.	Af. trop.
Phrynium capitatum Willd.	Malaisie.
Stromanthe amabilis Hort.	Brésil.
Stromanthe Porteana A. Gris.	Brésil.

DESCRIPTION DES PHÉNOMÈNES CARYOLOGIQUES

Pour présenter nos résultats nous suivrons l'ordre des genres établis par K. Schumann et repris par Loesener à l'intérieur de la famille.

1. Phases chromosomiques.

A. Métaphase.

Ce stade est normal. Un seul point particulier mérite d'être signalé. Chez le *Calathea Bachemiana*, le nucléole ne disparaît pas à la fin de la prophase. On l'observe au milieu des chromosomes dans les plaques équatoriales. Les vues latérales permettent d'observer son étirement de part et d'autre de la plaque équatoriale (pl. XV, fig. 5*a*). L'observation d'anaphases commençantes (pl. XV, fig. 5*b*) et celles d'anaphases avancées permet de dire qu'il ne se scinde pourtant pas en deux parties, mais qu'il se portera en entier à l'un des pôles fusoriaux, où il disparaîtra avant l'arrivée des chromosomes.

Voici maintenant les description des diverses plaques équatoriales.

Tribu I : Phryniées

1. GENRE PHRYNIUM Willd.

Phrynium capitatum Willd. :

Le nucléole et la membrane nucléaire ont disparu à la fin de la prophase. Les 36 chromosomes sont disposés sur un même plan de façon á former une plaque équatoriale sensiblement circulaire de 8 à 9 µ de diamétre (pl. XIII, fig. 6).

Ces chromosomes dont l'épaisseur moyenne est voisine de 0,4 µ, sont de tailles inégales. Ils peuvent, de ce fait, sur les plaques les plus favorables, être appariés trois á trois :

— les trois plus longs (*a*) qui n'atteignent pas tout à fait 2,5 µ ont des bras inégaux;
— les *b* qui dépassent légèrement 2 µ sont incurvés;
— les *c*, de taille avoisinante, ont la forme d'un « U »;
— à peine plus courts sont les *d* et les *e*; les premiers étant en « J », les seconds en bâtonnets arqués;
— approchant tous 1,5 µ, les *f* ont la forme d'une virgule, les *g* accusent une plus nette dissymétrie et les *h* sont en « S » étiré;
— les chromosomes des antres trios sont en forme de bâtonnets plus ou moins incurvés, de taille décroissante (moins de 1,5 µ pour *i*, un peu plus de 1 µ pour *k*);
— les chromosomes *l*, droits, ne dépassent pas 1 µ.

Source : MNHN, Paris

2. GENRE MARANTOCHLOA Broug. et Gris (10)

Marantochloa cuspidata Mil R. :

Les 28 chromosomes forment une plaque équatoriale le plus souvent allongée suivant le grand axe de la cellule de section grossièrement rectangulaire dont les dimensions sont d'environ 8 μ sur 4 μ (pl. XIV, fig. 1).

Ces chromosomes sont tous de courts bâtonnets d'environ 0,8 μ de longueur. La plupart présentent une constriction médiane. Cette zone, moins chromatique que le reste du chromosome, correspond à la région du centromère. Leur épaisseur est de l'ordre de 0,4 μ.

3. GENRE CALATHEA G.F.W. Mey

Sous-genre Pseudophrynium Koern.

Série Cosmosae Peters.

Calathea virginalis Lindl.

Cette espèce est cultivée dans les serres du Muséum sous le nom de *Maranta Mazellii* Hort.

Les 26 chromosomes dessinent, dans les cellules en division du méristème cortical, des plaques métaphasiques facilement lisibles, d'un diamètre voisin de 7 μ (pl. XIV, fig. 2). Ils ont tous une forme caractéristique; celle d'une « gouttelette ». Tous ces chromosomes dont la chromaticité est bonne, apparaissent très nettement clivés, comme constitués de deux éléments plus ou moins accolés par place l'un à l'autre. La plaque chromosomique, vue de profil, dessine une épaisse bande droite fortement chromatique.

Alors que 24 chromosomes ont une longueur voisine de 1 μ et une épaisseur de 0,6 μ les deux derniers ont une taille supérieure aux autres; leur longueur atteint 2,5 μ et leur épaisseur 0,8 μ. Une constriction isole, à l'une de leurs extrémités, une petite boule chromatique que nous avons qualifiée, à ce stade, de satellite. Les images d'anaphases nous ont fait revenir sur cette interprétation. En effet, dans les débuts d'anaphase, les chromosomes-fils paraissent couchés dans deux plans parallèles. Au fur et à mesure de leur ascension vers les pôles fusoriaux, cette régularité va se rompre, si bien qu'en anaphase avancée, ils sont disposés sur plusieurs plans (pl. XV, fig. 2*e*). Il est alors possible d'en distinguer 16 à 18 car ils ne sont pas tassés les uns contre les autres. Ces chromosomes paraissent un peu moins épais que les chromosomes métaphasiques.

Les deux amas chromatiques traînent derrière eux les deux plus gros chromosomes légèrement en retard, leurs « satellites » tournés vers les pôles. Sachant que les centromères, parties des plus actives du chromosome, atteignent les pôles en premier, nous pouvons en déduire que la zone centromérique des plus gros chromosomes, non visible en métaphase, est située au niveau de la constriction qui sépare le corps chromosomique de son « satellite ». Ces observations nous permettent de dire que, en fait, ces gros chromosomes sont formés de deux bras fortement inégaux, le plus petit ayant un aspect de « Köpfchen ».

Série Nudiscapae Peters.

a. *Calathea Lindeniana* Wallis :

Confirmant les résultats de Venkatasubban, qui a établi que $2n = 26$ chez le *Calathea Lindeniana*, nous avons dénombré 26 chromosomes dans les plaques équatoriales somatiques (pl. XIV, fig. 3). Ce sont tous de courts bâtonnets plus ou moins

(10) Ce genre cité par Hutchinson dans « The Families of Flowering Plants » (1959) peut être considéré comme synonyme du genre *Clinogyne* Benth. introduit par K. Schumann dans le « Pflanzenreich » (1902).

Source : MNHN, Paris

ovoïdes. Nous en distinguons une paire légèrement plus grosse que les autres. Leur épaisseur atteint 0,8 μ et leur longueur 1,2 μ. Les autres chromosomes ont des dimensions légèrement plus réduites, á savoir une longueur voisine de 0,8 μ et une épaisseur de l'ordre de 0,6 μ.

En vue latérale, la plaque équatoriale forme une bande rectiligne fortement chromatique d'une longueur de 6 á 8 μ.

b. *Calathea ornata* Koernicke :

Les plaques équatoriales somatiques de cette espèce ont déjá fait l'objet d'études antérieures. Sharma et Bhattacharyya (1958) ont donné $2n = 26$ après avoir remarqué également la présence de plaques á 24 et à 30 chromosomes. Pour notre part, nous avons dénombré 28 chromosomes, tous sous la forme de petits bâtonnets plus ou moins arqués, de 0,3 μ d'épaisseur. Parmi ceux-ci, il est possible de distinguer un couple de 1,4 μ de longueur légérement plus épais que les autres, trois couples qui atteignent 1,3 μ, les autres ayant une longueur voisine de 1 μ (pl. XIV, fig. 4*a*).

Dans la zone méristématique corticale, il nous a été permis d'observer une plaque équatoriale formée de 14 chromosomes, située dans une petite cellule de section sensiblement carrée, de 7 μ de côté, alors que les cellules voisines contenant 28 chromosomes ont des dimensions de l'ordre de 16 μ sur 10 μ. La petite taille de la cellule, ainsi que la présence d'un seul nombre de couples chromosomiques énumérés ci-dessus, laissent à penser que nous sommes en présence d'une cellule haploïde (pl. XIV, fig. 4*b*).

Série Rhizanthae Eichler :

a. *Calathea Bachemiana* E. Morren :

Nous voyons, dans les plaques équatoriales de cette espèce, 26 chromosomes groupés autour du nucléole qui n'a pas normalement disparu á la fin de la prophase. Ils sont épais de 0,3 μ et tous légèrement arqués. Une paire se remarque par sa longueur plus grande, voisine de 1,8 μ, tandis que celle des autres est d'environ 1 μ (pl. XIV, fig. 5).

b. *Calathea Makoyana* E. Morren :

N'ayant pu observer la fleur de cette espéce, Schumann n'en indique pas la place exacte á l'intérieur du genre *Calathea*. Toutefois il pense que cette espèce, qu'il nomme d'ailleurs *Maranta Makoyana*, posséde des affinités avec le *C. varians* classé à côté du *C. Bachemiana* dans la série *Rhizanthae*.

Venkatasubban (1946) a dénombré 26 chromosomes sur les plaques équatoriales somatiques du *C. Makoyana*. Chez cette espéce, étudiée ici sous le nom de *Maranta Makoyana*, nous avons retrouvé, comme Venkatasubban, 26 chromosomes tous en forme de courts bâtonnets de 0,7 μ á 0,9 μ de long et dont l'épaisseur oscille entre 0,4 μ et 0,5 μ (pl. XIV, fig. 6).

Sous-genre Microcephalum Benth.

Calathea undulata (Linden et André) Regel :

Malgré le grand nombre de métaphases observées, nous avançons avec quelques réserves le nombre $2n = 22$ pour cette espéce. L'interprétation des plaques métaphasiques s'est, en effet, avérée difficile par suite d'un accolement des chromosomes et de la présence d'une ou de deux constrictions chez les plus grands d'entre eux. Tous les chromosomes ont une épaisseur de 0,4 μ.

Sous-genre indéterminé.

Calathea musaica Hort :

Cette espèce, cultivée depuis de nombreuses années dans les serres du Muséum, n'est pas citée par Schumann. Ceci nous oblige à présenter les résultats caryologiques relatifs à cette espèce en dernier.

Source : MNHN, Paris

Les 28 chromosomes qui constituent son équipement diploïde se disposent en une plaque dont le diamètre ne dépasse pas 8 μ. Deux chromosomes atteignent 1,3 μ; une paire ne dépasse pas 0,5 μ; les autres sont de petits bâtonnets d'environ 1 μ de longueur, plus ou moins arqués. Certains d'entre eux possèdent une constriction médiane (zone apparaissant plus claire et correspondant sans doute à la position du centromère) (pl. XIV, fig. 7).

En vue latérale, la plaque métaphasique est droite. Fréquemment nous constatons qu'une paire de chromosomes a relevé l'une de ses extrémités vers les pôles fusoriaux, son autre extrémité restant située dans le plan équatorial. Parfois ces deux chromosomes se sont libérés et ont commencé leur ascension dans le fuseau achromatique. Ces observations expliquent le fait que nous ayons dénombré des plaques à 26 et à 27 chromosomes.

Tribu II : **Marantées** Peters

1. GENRE MARANTA L.

Sous-genre Calatheastrum K. Schum.

a. *Maranta leuconeura* E. Morren var. *massangeana* E. Morren :

Venkatasubban (1946) a compté 26 chromosomes sur les plaques métaphasiques somatiques de cette variété. Dans les cellules allongées et étroites (12 μ sur 5 μ) du méristème médullaire nous avons dénombré 52 chromosomes faiblement chromatiques, tous en forme de petits bâtonnets plus ou moins arqués (pl. XIV, fig. 8). Leur longueur est voisine de 1 μ et leur épaisseur de l'ordre de 0,4 μ. Nous sommes en présence d'une variété ou, plus précisément, d'une sous-variété tétraploïde. L'observation attentive des plaques permet de constater que les chromosomes se groupent le plus souvent par quatre, dessinant des «X» ,des losanges, des chaînes à quatre maillons... appelés « figures de tétraploïdie ». L'impossibilité de découvrir des dissemblances dans l'idiogramme nous permet de penser que nous sommes probablement en présence d'un autopolyploïde.

Nous rencontrons souvent, dans une même racine, des plaques comprenant 45, 48, 49, 50, 51 et même 53 chromosomes. Nous pensons que ces variations sont trop fréquentes et trop importantes pour être dues aux seules erreurs de dénombrement. A notre avis ces variations sont, pour la plupart, le résultat du comportement anormal de certains chromosomes. Les vues latérales de plaques chromosomiques renforcent cette hypothèse. Nous remarquons en effet, que certains chromosomes sont situés en dehors du plan plus ou moins ondulé de la plaque équatoriale. Souvent nous avons noté la présence de 1, de 2, 3 et même 4 chromosomes dans le fuseau achromatique. Ces anomalies s'observent avec une fréquence plus ou moins grande selon les racines étudiées, mais toujours suffisante pour écarter l'hypothèse de causes accidentelles, telle l'action du rasoir. Nous discuterons plus loin de ce phénomène.

b. *Maranta depressa* E. Morren :

Les 48 chromosomes dénombrés, tous faiblement chromatiques, se disposent généralement sur une plaque équatoriale de 7 μ de diamètre; ils ont une épaisseur inférieure à 0,4 μ. A l'intérieur de deux plaques particulièrement étalées, nous avons remarqué la présence de 2 chromosomes incurvés porteurs chacun d'un satellite; leur longueur totale est voisine de 1,2 μ. Les 46 autres sont tous de très courts bâtonnets dont la longueur est d'environ 0,8 μ (pl. XIV, fig. 9).

Source : MNHN, Paris

2. GENRE STROMANTHE Sond.

a. *Stromanthe Porteana* A. Gris :

Le *Stromanthe Porteana* présente, dans les cellules en division de ses méristèmes radiculaires, 22 chromosomes (pl. XIV, fig. 10). Ceux-ci ont une épaisseur moyenne de 0,4 μ et sont de taille inégale, ce qui permet de les apparier comme suit :

— les deux plus longs (*a*) en forme de « V » ouverts, à bras égaux, atteignent 2,4 μ avec leur satellite quelquefois visible;
— les chromosomes *b* en forme de « J » ont une longueur voisine de 2 μ.
— les *c*, de même longueur que les précédents, sont nettement hétérobrachiaux;
— légèrement plus petits (1,8 μ), les *d* sont en « U »;
— le couple *e* (1,6 μ) présente une légère dissymétrie;
— les *f*, nettement plus petits (1,1 μ), sont fortement arqués;
— les chromosomes des cinq autres paires (*g*, *h*, *i*, *j*, *k*) ont la forme de bâtonnets dont la taille est voisine de 1,2 μ;

b. *Stromanthe amabilis* Hort. :

En métaphase, nous avons dénombré 48 chromosomes (pl. XIV, fig. 11). Comme chez l'espèce précédemment étudiée, ceux-ci ont une épaisseur de l'ordre de 0,4 μ et leur longueur oscille entre 2,5 μ et 1 μ. Leur forme est comparable; nous avons, en effet, retrouvé des chromosomes en « V », en « J », en « U », ou simplement en bâtonnets plus ou moins arqués. Nous avons pu apparier les plus caractéristiques comme suit :

— les *a*, en « V » plus ou moins ouvert, légèrement hétérobrachiaux, sont les quatre plus longs; ils atteignent 2,5 μ;
— les *b*, serpentiformes, avoisinent 2,3 μ de longueur;
— les *c*, en forme de « J » ne dépassent pas 2 μ;

3. GENRE CTENANTHE Eichler

Ctenanthe Lubbersiana Eichler :

Chez le *Ctenanthe Lubbersiana*, les métaphases montrent 20 chromosomes, répartis en une petite plaque équatoriale dont les dimensions moyennes sont 6 μ sur 4 μ (pl. XIII, fig. 7).

Il est possible, grâce à des différences de longueurs et de formes entre les chromosomes d'en distinguer une paire *a*, en « V » ouvert, qui atteint 1,5 μ et dont l'un des bras est légèrement plus épais que l'autre, deux chromosomes droits, longs de 1,2 μ (*b*). Les autres chromosomes qui ont une longueur comprise entre 0,8 μ et 1,2 μ sont droits ou incurvés. Leur épaisseur est inférieure ou voisine de 0,4 μ.

4. GENRE ISCHNOSIPHON Koernicke

Ischnosiphon bambusaceus (Poepp. et Endl.) Koernicke :

Cette espèce est cultivée dans les serres du Muséum sous le nom de *Maranta bambusacea* D. Dietr.

La détermination du nombre de chromosomes somatiques, nous posa quelques difficultés. Nos premières lectures de plaques équatoriales nous laissaient supposer que le nombre diploïde était voisin de 36. Nous étions presque convaincus de la réalité de ce nombre lorsque nous découvrîmes une plaque composée de 42 chromosomes de taille sensiblement identique mais plus petits que les précédents. En continuant l'examen de nos préparations, nous en arrivâmes à la conclusion suivante : nous étions en présence d'une espèce possédant des « sticky » chromosomes. A la fin de notre travail

Source : MNHN, Paris

de recherche, nous étions en possession de 6 plaques correctement lisibles, réparties comme suit : une seule composée de 41 chromosomes, 3 de 42 et 2 de 43. Celles formées de 42 chromosomes permettent de lever l'incertitude et d'avancer pour cette espèce $2n = 42$ (pl. XIII, fig. 8).

L'épaisseur de ces 42 chromosomes est de l'ordre de 0,4 μ. Tous en bâtonnet sensiblement droits, ils ont une longueur comprise entre 0,6 μ et 1,2 μ.

B. Anaphase.

Chez toutes les Marantacées étudiées, ce stade présente un aspect classique : les chromosomes-fils montent vers les deux pôles fusoriaux en formant deux bandes à peu près parallèles et symétriques de part et d'autre du plan de l'équateur. Elles sont généralement à peu près rectilignes; cependant chez le *Maranta leuconeura* var. *massangeana* elles sont toujours ondulées, comme si elles n'avaient pas une place suffisante pour s'étaler normalement. Les chromosomes sont très tassés les uns contre les autres et ne peuvent être identifiés; seuls les bras des plus longs d'entre eux, traînant derrière ces bandes, paraissent distinctement.

Chez certaines espèces, un ou deux couples de chromosomes sont en retard sur les autres dans cette ascension, fréquemment chez le *Calathea ornata*, constamment chez le *C. Bachemiana*. Chez le *Maranta leuconeura* var. *messangeana*, dont le nombre des chromosomes n'est pas très constant, il arrive qu'un chromosome reste sur le plan équatorial.

Par contre, comme nous l'avons déjà signalé, chez le *Calathea musaica*, une paire de chromosomes quitte habituellement la plaque équatoriale avant les autres. Le *C. Bachemiana* est remarquable par la persistance du nucléole pendant l'anaphase. En effet, les vues latérales permettent d'observer l'étirement du nucléole de part et d'autre de la plaque équatoriale (pl. XV, fig. 5*a*). L'observation d'anaphases commençantes (pl. XV, fig. 5*b*) et celle d'anaphases avancées permet de dire que le nucléole ne se scinde pas en deux parties, mais qu'il se porte en entier à l'un des pôles fusoriaux où il disparaît avant l'arrivée des chromosomes.

2. Stades nucléaires.

Trois types de noyaux ont pu être reconnus, bien que leurs structures ne soient que peu différentes. Il s'agit toujours de noyaux disréticulés dont le réseau est assez bien visible chez le seul *Marantochloa cuspidata*, à peine discernable chez le *Phrynium capitatum*, les *Calathea Makoyana*, *C. undulata*, les *Maranta leuconeura* et *M. depressa*, les *Stromanthe Porteana* et *S. amabilis*, invisible chez les *Calathea virginalis*, *C. Lindeniana*, *C. ornata*, *C. Bachemiana*, *C. musaica*, le *Ctenanthe Lubbersiana* et l'*Ischnosiphon bambusaceus*.

Nous avons ainsi tous les termes de passage entre les noyaux semi-réticulés et aréticulés suivant la terminologie de C. Delay. Pour les deux derniers types nucléaires, nous ne décrirons en détail que les *Phrynium capitatum* et *Calathea virginalis*, et ne signalerons pour les autres espèces que les différences caractéristiques observées.

1. Chez le MARANTOCHLOA CUSPIDATA

A. Télophase.

Elle débute par la réapparition de la membrane nucléaire suivie de peu par celle d'un ou de deux nucléoles. A l'intérieur de ces noyaux, encore aplatis, les chromosomes qui se sont contractés pour former de petites sphères, deviennent de moins en moins colorés. Peu à peu leurs contours s'estompent et leur volume diminue tandis que l'enchylème prend une teinte de plus en plus rose, après la réaction nucléale de Feulgen, par suite de présence probable d'un fin réseau de chromatine. Durant ces transforma-

Source : MNHN, Paris

tions, les nucléoles ont fusionné en un seul plus volumineux qui repousse les petits chromocentres le long de la membrane nucléaire; le noyau simultanément a augmenté de volume, arrondissant sa forme qui est celle des noyaux interphasiques.

B. Interphase.

Ces noyaux, dans la zone méristématique, généralement à peu près sphériques, ont un diamètre qui ne dépasse guère 6 μ. On y observe un nucléole petit, ovoïde, de texture homogène, le plus souvent excentrique et entouré d'une importante zone périnucléolaire résultant de la fixation. Ce nucléole porte deux gros chromocentres dont les dimensions peuvent atteindre 1,5 μ de long et 1 μ de large. Bien que n'ayant pu observer la fusion de chromocentres au cours de la télophase, ces chromocentres nucléolaires semblent être de nature composée, comme on peut l'observer chez certaines autres espèces (pl. XV, fig. 1*b*).

Dans le caryoplasme, toujours teinté en rose, se trouve une dizaine de petites masses chromocentriques, peu chromatiques, aux contours mal délimités, se prolongeant par de fins filaments, nets, dont les extrémités semblent se perdre dans le suc nucléaire. Six ou sept chromocentres plus intensément Feulgen-positif que les précédents sont appliqués le long de la membrane nucléaire.

La description de ce noyau permet de dire que nous nous trouvons, chez le *Marantochloa cuspidata*, en présence d'une structure semi-réticulée à chromocentres dont certains peuvent être collectifs.

C. Prophase.

Le début de ce stade est marqué par une augmentation de taille du noyau et du nucléole. Les chromocentres deviennent plus chromatiques, plus nets et augmentent également de volume, en raison, semble-t-il, d'un début de spiralisation que subissent les filaments. Rapidement les chromocentres paraissent prolongés à l'une de leurs extrémités par une sorte d'appendice, peu chromatique, dont l'extrémité semble attirée par le nucléole. Ils ont alors la forme caractéristique de « têtards ». Leur longueur n'excède pas 2 μ (pl. XV, fig. 1*a*).

A ce stade le noyau a une forme ovoïde et son grand axe atteint 10 μ. Puis les divers éléments chromosomiques tendent à se raccourcir progressivement et à s'épaissir. Ils prennent peu à peu leur forme définitive pendant que leur chromaticité s'uniformise.

En fin de prophase ce sont déjà des chromosomes qui se groupent près du nucléole. Celui-ci va s'estomper subitement peu de temps après la disparition de la membrane nucléaire.

2. Chez le PHRYNIUM CAPITATUM

A. Télophase.

Elle débute par la réapparition de la membrane nucléaire suivie de peu par celle d'un, de deux ou trois nucléoles. A l'intérieur de ces noyaux encore aplatis des transformations structurales s'effectuent. Les chromosomes qui se sont contractés voient leur chromaticité diminuer, leurs contours s'estomper tandis que l'enchylème prend une teinte de plus en plus rose, après la réaction nucléale de Feulgen, par suite de la présence probable d'un fin réseau de chromatine, comme nous en discuterons plus loin. Durant ces transformations, les nucléoles ont fusionné en un seul plus volumineux qui repousse les petits chromocentres le long de la membrane nucléaire et le noyau a augmenté de volume, arrondissant sa forme qui tend à prendre l'aspect observé en interphase.

B. Interphase.

Les noyaux interphasiques de la zone méristématique ont généralement une forme sphérique et leur diamètre atteint couramment 10 μ (pl. XVI, fig. 5). Nous

Source : MNHN, Paris

y observons la présence d'un assez gros nucléole sphérique, de texture homogène, le plus souvent centrique, entouré d'une importante zone périnucléolaire résultant de la fixation. Ce nucléole porte fréquemment une dizaine de petits chromocentres et plus rarement 2, 3 ou 4 gros qui semblent être de nature composée, cela par analogie avec les phénomènes observés chez les espèces décrites ci-après.

Dans le caryoplasme, toujours teinté en rose, se trouvent une vingtaine de petites masses chromocentriques, aux contours mal délimités, certaines se prolongeant par de fins filaments dont les extrémités semblent se perdre dans la caryolymphe. Quelques chromocentres sont appliqués le long de la membrane nucléaire.

La description de ce noyau nous permet de dire que nous nous trouvons, chez le *Phrynium capitatum*, en présence d'une structure presque aréticulée à chromocentres dont certains peuvent être collectifs.

C. Prophase.

Le début de la prophase est marqué par une augmentation de taille du noyau et du nucléole. Rapidement les chromocentres apparaissent prolongés à l'une de leurs extrémités par un filament peu chromatique dont la largeur peut atteindre 5 μ.

A ce stade le noyau qui est resté sphérique possède un diamètre de 16 μ (zone méristématique corticale). Peu à peu, les divers éléments chromosomiques tendent à se raccourcir et à s'épaissir. Leur forme se régularise; leur chromaticité s'uniformise.

En fin de prophase, ce sont déjà des chromosomes qui se groupent près du nucléole. Ce dernier va s'estomper subitement peu de temps après la disparition de la membrane nucléaire.

Voyons maintenant s'il existe des variations par rapport à ce type de structure nucléaire et à ce déroulement de la mitose.

Chez le *Calathea Makoyana* et *C. undulata*, la structure nucléaire est caractérisée par la présence de quelques mailles formant un réticulum fort léger, mais plus net que chez l'espèce précédente dans les noyaux quiescents, alors que dans les noyaux interphasiques ce réseau n'est pas décelable; en effet, chez le *C. Makoyana*, les chromosomes interphasiques (pl. XV, fig. 6*a*) sont de deux types : les plus petits sont prolongés à leurs extrémités par des filaments chromatiques qui semblent trop courts pour relier les chromocentres entre eux et les plus gros, dessinant des plaques chromatiques plus ou moins irrégulières, n'en possèdent pas. Chez le *C. undulata* il n'existe qu'une dizaine de petits chromocentres, la plupart aplatis contre la membrane nucléaire tandis que deux ou quatre s'appuient sur le nucléole (pl. XVI, fig. 1*a*). Chez cette espèce, on voit apparaître, au cours de la prophase des masses chromatiques, qui vont donner des chromosomes, sans liaison directe avec les chromocentres présents (pl. XVI, fig. 1*b*); ce phénomène se retrouve plus nettement chez le *Maranta leuconeura* var. *massangeana*, qui ne possède lui aussi dans ses noyaux interphasiques que 7 à 9 chromocentres aplatis le long de la membrane autour d'un nucléole volumineux résultant de la fusion des quatre nucléoles apparus à la télophase; la caryolymphe est teinte en rose après la réaction de Feulgen. Dans les noyaux quiescents de la coiffe on observe au contraire dans l'enchylème rose une vingtaine de petits chromocentres aux contours incertains dont certains sont reliés par un fin filament chromatique tandis que deux chromocentres collectifs paraissent portés par le nucléole.

Chez ces deux espèces, les phénomènes prophasiques semblent appuyer l'hypothèse de l'existence d'un réseau aux mailles très fines, invisibles au microscope photonique, mais présent dans l'enchylème des noyaux interphasiques. En effet, dès le début de la prophase, de longues traînées chromatiques apparaissent et sont trop fréquentes pour être considérées comme un artefact; simultanément, le nombre des chromocentres augmente rapidement, passant d'une dizaine à 25, 30, 36. Si certains d'entre eux ont des contours peu nets, bien qu'ils soient toujours visibles sans ambiguïté, la dizaine

Source : MNHN, Paris

de chromocentres interphasiques, bien caractérisés, maintenant un peu plus importants, sont plus foncés (pl. XVI, fig. 3*c*). En fin de prophase, dans le noyau ovoïde, très gros, au caryoplasme incolore, on observe une quarantaine de chromocentres effilés á l'une ou á leurs deux extrémités.

Chez le *Stromanthe Porteana*, en interphase, on observe une douzaine de chromocentres, plus ou moins gros, aux contours souvent irréguliers, baignant dans un enchylème rose; certains d'entre eux sont prolongés par un court filament qui semble se perdre dans la caryolymphe (pl. XVI, fig. 4*a*). Le nucléole plus ou moins excentrique possède en son sein deux corps sphériques fortement réfringents. En plus des chromocentres nucléolaires, qui sont ici petits et dont la forme rappelle celle d'une virgule, il porte deux granulations chromatiques punctiformes représentant probablement les satellites des chromosomes *a*, comme nous en discuterons plus loin. Les chromocentres, au cours de la prophase, semblent prolongés par un filament relativement épais, peu coloré, long de 4 μ. Les satellites portés par le nucléole augmentent de volume et semblent se rapprocher de deux filaments particuliers (pl. XVI, fig. 4*b*). Puis les filaments chromocentriques se raccourcissent tout en devenant plus chromatiques, ce sont presque des chromosomes qui se rapprochent du nucléole. A ce moment la membrane nucléaire a disparu. Le nucléole se résorbe, laissant les chromosomes intimement mêlés. Au début de la métaphase, cette masse chromosomique se relâche et s'aplatit sur le plan équatorial.

Chez le *S. amabilis* le noyau interphasique a une structure comparable à celle de l'espèce précédente, mais les chromocentres sont en nombre plus élevés (20 á 30) et le nucléole, qui est homogène, ne porte pas de granulations chromatiques punctiformes.

3. Chez le CALATHEA VIRGINALIS

A. Télophase-Interphase.

Après le dépôt de la membrane nucléaire, les noyaux-fils sont envahis de granules d'un rouge lumineux qui empêchent de voir réapparaître le nucléole. Peu à peu, ceux-ci se groupent près de la membrane nucléaire où ils commencent à s'associer.

Le noyau interphasique possède une douzaine de chromocentres collectifs fortement chromatiques dont les plus gros atteignent 2 μ de long. Ils apparaissent toujours clivés. Certains chromocentres possèdent un léger étranglement qui apporte la preuve d'une union encore récente. Tous ces chromocentres, ainsi que le petit nucléole, entouré d'une zone périnucléolaire peu visible et portant 2 chromocentres aussi gros que lui, baignent dans un enchylème rose pâle après la réaction nucléale de Feulgen (pl. XV, fig. 2*a*).

B. Noyaux quiescents.

Bien que possédant le même type de structure, les noyaux quiescents de la coiffe présentent quelques différences qu'il nous faut signaler. Tout d'abord, l'enchylème est plus coloré que dans les noyaux interphasiques. En second lieu, la plupart des chromocentres ont une forme sphérique. Leur clivage est aussi net que chez ceux des noyaux interphasiques. Par contre, la jonction observable de chromocentres y est moins fréquente.

Étant donné que nous n'avons pu observer, avec nos moyens optiques de détection, la présence d'un réseau chromatique, nous pouvons parler, à propos du *C. virginalis*, de noyaux aréticulés á chromocentres collectifs.

C. Prophase.

Au début de cette phase, les chromocentres collectifs s'épaississent, puis s'étirent (pl. XV, fig. 2*b*) pour enfin se résoudre en 2 ou 3 masses chromatiques d'égale grosseur

Source : MNHN, Paris

(pl. XV, fig. 2*c*). Le noyau qui est resté de forme sphérique a augmenté de volume; son enchylème a pâli. 22 à 24 chromocentres sont alors dénombrables; 3 ou 4 sont plus gros que les autres.

La fin de prophase se passe, pour eux, à acquérir insensiblement la forme définitive que nous avons observée en métaphase. La membrane nucléaire disparaît. Les chromosomes se rapprochent du nucléole encore présent (pl. XV, fig. 2*d*). Après sa disparition, il reste, au centre de la cellule, une masse chromosomique plus ou moins dense. Très rapidement la plaque équatoriale s'organise.

Chez les *C. Lindeniana*, *C. ornata*, *C. Bachemiana*, *C. musaica*, on trouve une structure nucléaire comparable, que l'on peut qualifier d'aréticulée à chromocentres collectifs. Elles ne diffèrent les unes des autres que par des points de détail.

Les noyaux interphasiques du *C. Lindeniana* présente une dizaine de chromocentres pariétaux plus ou moins volumineux résultant de la fusion de deux, trois ou même quatre petits (pl. XV, fig. 3*a*). Ces masses fortement chromatiques forment une sorte d'anneau périphérique. Dans l'enchylème fortement teinté en rose baigne un petit nucléole d'aspect homogène, excentrique, qui porte deux gros chromocentres dont les dimensions peuvent atteindre 1 μ sur 2 μ. Chez cette espèce les noyaux quiescents de la zone située entre la zone méristématique et la coiffe, pris ici comme exemple, possèdent un enchylème plus pâle que celui des noyaux interphasiques. Le nucléole porte 2 chromocentres punctiformes. Les chromocentres périnucléaires ont des aspects divers. Leur forme peut aller de celle d'une petite sphère à celle d'une grosse motte aux contours irréguliers. Dans certains noyaux, les chromocentres s'accolent et forment des bandes chromatiques barrant à demi le noyau.

Les remaniements prophasiques sont peu importants du fait des faibles différences qui existent entre la morphologie des chromosomes et celle des chromocentres. Elle commence par une fragmentation des gros chromocentres en 2, 3 ou 4 parties ovoïdes d'égale grosseur. Les chromocentres nucléolaires s'étirent; bientôt les deux chromocentres-fils ne sont plus reliés entre eux que par un pont de chromatine (pl. XV, fig. 3*b*).

Le *C. ornata* possède des noyaux analogues (pl. XV, fig. 4*a*), mais les chromocentres nucléolaires chez lui semblent reliés au nucléole par de fins prolongements chromatiques et les chromocentres périnucléaires de forme ovoïde, paraissent mieux individualisés que ceux du *C. Lindeniana*. Ces chromocentres, au cours de la prophase sont prolongés par des filaments importants qui peuvent atteindre 1,5 μ (pl. XV, fig. 4*b*).

Il existe chez le *C. Bachemiana* une prémétaphase qui lui est propre : le nucléole persiste, nous avons vu qu'il dure jusqu'à l'anaphase, alors qu'il n'y a plus de membrane nucléaire; il est entouré de chromosomes trapus.

Dans les noyaux interphasiques du *C. musaica* les chromocentres, plus petits, habituellement isolés, sont au nombre d'une quinzaine. Toutefois 4 ou 5 d'entre eux s'unissent parfois pour former deux chromocentres collectifs qui paraissent portés par le nucléole (pl. XVI, fig. 2*a*). L'un de ceux-ci, au cours de la prophase, peut prendre, lors de sa fragmentation une forme plus ou moins compliquée rappelant celle d'une « étoile » (pl. XVI, fig. 2*b*).

On retrouve ces deux chromocentres collectifs accolés au nucléole chez le *Ctenanthe Lubbersiana*, mais ils sont de taille inégale (pl. XVI, fig. 6*a*). Le plus gros apparaît nettement clivé et semble relié au nucléole par un prolongement chromatique, tout à fait comparable à celui observé chez le *Calathea ornata*. Les autres stades de la mitose, spécialement la prophase (pl. XVI, fig. 6*b*) correspondent à cette structure nucléaire aréticulée chromocentrique.

L'*Ichnosiphon bambusaceus* possède lui aussi des noyaux interphasiques (pl. XVI, fig. 7) et quiescents appartenant à ce type.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION DES RÉSULTATS

1. La structure nucléaire.

Au cours de notre étude, qui a porté sur quinze espèces de Marantacées, nous avons observé des noyaux disréticulés à chromocentres qui peuvent être répartis entre les types suivants :

— des noyaux semi-réticulés avec chromocentres chez le *Marantochloa cuspidata*;

— des noyaux presque aréticulés avec chromocentres chez les *Phrynium capitatum*, *Calathea Makoyana*, *C. undulata*, *Maranta leuconeura*, *M. depressa*, *Stromanthe Porteana* et *S. amabilis*;

— des noyaux aréticulés avec chromocentres chez les *Calathea virginalis*, *C. Lindeniana*, *C. ornata*, *C. Bachemiana*, *C. musaica*, *Ctenanthe Lubbersiana* et *Ischnosiphon bambusaceus*.

Il est donc possible de dire que le type de structure nucléaire le plus fréquemment rencontré, à l'intérieur de cette famille, est proche du type aréticulé à chromocentres. Cette structure est donc tout à fait voisine de celle décrite par C. DELAY en 1948. Toutefois, nous préférons substituer au terme d'euchromocentre employé par DELAY celui, plus général de chromocentre pour les raisons que nous allons exposer.

a. LE RÉTICULUM CHROMATIQUE.

Parmi ces espèces, considérées par C. DELAY comme possédant des noyaux aréticulés, nous avons cherché à démontrer que certains d'entre eux n'étaient pas toujours franchement aréticulés mais bien plutôt extrêmement peu réticulés. C'est le cas notamment des *Phrynium capitatum*, *Calathea Makoyana*, *C. undulata*, *Maranta leuconeura*, *M. depressa*, *Stromanthe Porteana* et *S. amabilis* où nous avons pu observer, dans les noyaux quiescents de la coiffe et parfois dans les noyaux interphasiques (*Phrynium capitatum*, *Calathea Makoyana*, *Stromanthe Porteana*, et *S. amabilis*), quelques filaments très fins, peu chromatiques, plus ou moins en relation avec les chromocentres, mis en évidence par la réaction nucléale de Feulgen.

Nous avons de plus constaté, chez certaines espèces, et tout particulièrement chez les *Maranta leuconeura* et *M. depressa*, l'apparition, au début de la prophase, de masses chromatiques, sans liaison directe avec les chromocentres préexistants. Ces masses semblent résulter, comme nous l'avons déjà mentionné, d'un début de spiralisation de certaines mailles d'un réseau invisible au microscope optique mais présent dans l'enchylème qui possède une coloration rose pâle.

Ces observations mettent l'accent sur quelques problèmes particuliers tels que :

— la difficulté qu'éprouvent les caryologistes pour ranger certaines espèces, dans l'un des trois types principaux de structure nucléaire à savoir : le type aréticulé semi-réticulé, ou réticulé. C'est le cas du *Maranta leuconeura* qu'on aura tendance à classer, selon qu'on s'adressera à ses noyaux interphasiques ou à ses noyaux quiescents, tantôt dans le type aréticulé, tantôt dans le type semi-réticulé;

— l'obligation de créer des sous-types, véritables termes de passage entre les structures nucléaires principales, comme l'ont déjà fait entre autres, EICHHORN, DELAY et DANGEARD. Ce dernier distingue d'ailleurs :

- des noyaux presque homogènes sans chromocentres;
- des noyaux presque homogènes avec quelques chromocentres où nous pourrions ranger des espèces telles que le *M. leuconeura*;
- des noyaux se rattachant plus ou moins au type euchromocentrique;

— la possibilité de l'existence d'un réseau mélangé à l'enchylème; éventualité que nous allons discuter dans le paragraphe suivant.

Source : MNHN, Paris

b. La structure nucléaire et l'enchylème.

Après la réaction nucléale de Feulgen, l'enchylème des noyaux interphasiques apparaît coloré en rose. Cette réaction s'est avérée plus intense dans les cellules en voie de dégénérescence des parties externes de la coiffe et moins prononcée dans les cellules différenciées du parenchyme radiculaire. Ces observations concordent avec celles de Delay et d'autres caryologistes qui signalent ce phénomène.

Cette coloration prouve la présence de chromatine dans le caryoplasme. Mais sous quelle forme s'y trouve-t-elle? Est-elle simplement diluée dans le suc nucléaire, ou forme-t-elle, comme Dangeard (1937-1942) en émet et soutient la possibilité, un réseau aux mailles si fines qu'elles en deviennent invisibles avec nos moyens optiques de détection?

Du fait :

— que d'une part, il n'existe aucune différence fondamentale entre les noyaux possédant un réticulum (par exemple : *Marantochloa cuspidata*) et les noyaux aréticulés chromocentriques (par exemple : *Calathea virginalis*) puisqu'il existe des types nucléaires intermédiaires (par exemple : *Stromanthe Porteana*) et que les deux structures coexistent chez une même espèce (*Maranta leuconeura, M. depressa*;)

— que d'autre part, nous avons observé l'apparition de masses chromatiques dans l'enchylème, dans les débuts de prophase de certaines espèces (*M. leuconeura*);

— et qu'enfin, chez tous, les chromosomes ont la même structure, nous nous rangerons à l'avis de Dangeard, imitant, par là, la plupart des caryologistes actuels.

C'est pourquoi, nous dirons que les Marantacées possèdent, elles aussi, des noyaux disréticulés du groupe B, c'est-à-dire possédant moins de chromocentres que de chromosomes.

c. Les Chromocentres.

Dans l'ensemble des espèces étudiées, nous constatons que les noyaux interphasiques et quiescents renferment des chromocentres. Leur nombre est le plus souvent voisin du nombre haploïde de chromosomes, il lui est parfois légèrement supérieur sans jamais égaler toutefois le nombre des chromosomes.

La taille de ces chromocentres, diverse dans une même espèce, peut atteindre 2 μ chez les *Calathea virginalis* et *C. Lindeniana* et descendre à 0,2 μ chez le *Marantochloa cuspidata*, le *Maranta leuconeura*, le *Stromanthe Porteana*. A côté de cette variation de taille dans des proportions de 1 à 10, nous remarquons des variations de forme. Celle-ci peut être soit sphérique, soit ovoïde, soit encore celle d'une motte aux contours plus ou moins réguliers, prolongée ou non par un ou deux filaments peu chromatiques. La plupart des chromocentres ont une position périphérique.

Chez toutes ces espèces, on distingue au voisinage du nucléole, soit à l'interphase, soit dans les noyaux quiescents, deux volumineux chromocentres dont il est difficile de dire s'ils sont placés à côté du nucléole ou fixé sur ce dernier. Certaines images, observées notamment chez le *Calathea ornata* (pl. XV, fig. 4*a*) et le *Ctenanthe Lubbersiana* (pl. XVI, fig. 6*a* et *b*), tendent à prouver qu'ils adhèrent au nucléole comme l'a décrit Dangeard (1941-1942) chez plusieurs espèces à chromocentres collectifs.

De nos observations des noyaux interphasiques, quiescents et prophasiques, il résulte que les chromocentres les plus volumineux sont formés par l'union de deux ou même de trois petits chromocentres. Ces résultats sont, à un détail près, en accord avec ceux énoncés par C. Delay qui, en 1948, écrit : « Pendant l'interphase certains (euchromocentres) peuvent s'unir deux à deux pour former des chromocentres collectifs compacts beaucoup plus volumineux que les simples euchromocentres ». Cette union de chromocentres s'observant même chez les espèces possédant un léger réticulum tel que *Marantochloa cuspidata*, il nous semble préférable de remplacer le terme de « euchromocentres » par celui plus général de « chromocentres ».

Source : MNHN, Paris

2. Les chromosomes. Leurs rapports avec la structure nucléaire.

Dans l'ensemble, les Marantacées étudiées ont des chromosomes somatiques petits. Leur longueur est généralement voisine de 1 μ; les plus grands atteignent 2,5 μ; les plus petits ayant une longueur inférieure au micron (0,5 μ). Chez la majorité des espèces, l'épaisseur varie entre 0,3 et 0,4 μ. Elle atteint 0,6 μ chez le *Calathea Lindeniana* et 0,8 μ chez le *Calathea virginalis*. Leur aspect, qui est celui de bâtonnets plus ou moins arqués, évolue vers une forme presque globuleuse chez les deux dernières espèces citées. Du fait, le plus souvent, d'un manque de diversité dans la longueur et l'apparence des chromosomes il a été impossible de construire les idiogrammes caractéristiques de chaque espèce, idiogrammes qui permettraient de classer les différents types de chromosomes et de savoir si l'on a affaire á une espèce polyploïde.

Fréquemment la chromaticité de ces chromosomes est faible. Cette caractéristique, alliée á leur faible longueur, empêche de localiser, le plus souvent, la région centromérique.

C. DELAY affirme, á la suite de nombreuses observations qu'il existe une relation entre la structure nucléaire et la taille des chromosomes. Elle énonce que les noyaux semi-réticulés et aréticulés á euchromocentres se rencontrent chez les espèces á chromosomes courts, c'est-á-dire ceux dont la longueur est inférieure à 3 μ. Nos observations sont en accord complet avec cette « régle », puisque tous les chromosomes observés ont une longueur inférieure á 2,5 μ et que la structure nucléaire est, pour la majorité des espèces, voisine du type aréticulé. Remarquons que l'épaisseur des chromosomes semble influencer la grosseur des chromocentres. Cette hypothèse repose sur le fait que le *Calathea virginalis* et le *C. Lindeniana*, qui possèdent les chromosomes les plus épais (0,8 μ et 0,6 μ), ont, dans leurs noyaux interphasiques et quiescents, de gros chromocentres collectifs, dont l'épaisseur atteint parfois 0,8 μ.

Notons également que l'augmentation du nombre des chromosomes ne se traduit pas toujours, chez les espèces à noyaux aréticulés, par une augmentation du nombre des chromocentres, puisque, chez le *Maranta leuconeura*, qui possède 52 chromosomes, le nombre des chromocentres ne dépasse pas une douzaine, comme chez les espéces où $2n = 26$. Il apparaît donc, comme l'a remarqué DELAY, que d'autres phénoménes, en particulier la nature et la profondeur des phénomènes catachromasiques, interférent avec la taille et le nombre des chromosomes dans l'établissement de la structure nucléaire.

3. La mitose.

Nous ne reviendrons pas sur les diverses phases du déroulement mitotique, celles-ci ayant été étudiées en détail chez plusieurs espèces. Nous allons seulement, ici, faire quelques remarques ou tirer quelques conclusions d'ordre général.

Un seul nucléole, le plus souvent homogéne, est présent dans les noyaux interphasiques, quiescents et prophasiques des différentes espèces étudiées. Lorsque plusieurs nucléoles sont visibles en télophase, ceux-ci fusionnent précocement. Ces observations rejoignent celles que C. DELAY a effectuées chez différentes espéces á noyaux aréticulés. Ce nucléole disparaît généralement en fin de prophase, persistant jusqu'á l'anaphase chez une seule espéce : le *Calathea Bachemiana*. Cette persistance est-elle caractéristique de l'espèce, ou bien seulement due à des conditions particulières de milieu? Les observations de matériel prélevé sur des plantes se développant dans la nature permettraient d'apporter une réponse.

Les plaques métaphasiques somatiques des méristèmes radiculaires sont, selon les espèces, plus ou moins difficiles á lire. Si les plaques équatoriales que forment les chromosomes globuleux sont de lecture facile, il n'en est pas de même de celles composées de courts bâtonnets, en raison de la petitesse des chromosomes, de leur faible

Source : MNHN, Paris

chromaticité et de la compacité des plaques. Ces caractères sont particulièrement accentués chez le *Maranta depressa*. De plus nous avons constaté, chez certaines espèces (*Calathea undulata* et *Ischnosiphon bambusaceus*), la présence de chromosomes « collants » caractérisés par le fait que plusieurs d'entre eux restent adhérents l'un à l'autre. Nous ne pouvons pas dire si cette anomalie — signalée à propos d'autres familles — est naturelle ou dépend de la fixation. Toutefois, il ne semble pas que le froid soit ici la cause de la présence de ces « sticky » chromosomes comme l'ont admis de nombreux caryologistes, toutes les fixations réalisées, en vue de ce travail, ayant été effectuées par un mois de mai particulièrement chaud. Peut-être s'agit-il d'un phénomène analogue à celui qui a été observé chez le Maïs, à la suite d'une mutation?

Chez la plupart des espèces étudiées, on note, à l'anaphase, la présence de un ou deux couples de chromosomes retardataires. La fréquence avec laquelle on observe ces images nous indique combien l'expression « figures anormales de mitose » paraît excessive.

Nous avons observé, chez certaines espèces, des anomalies mitotiques qui ont entraîné des variations dans l'estimation des nombres chromosomiques. Nous discuterons de ce phénomène dans un prochain paragraphe.

La mitose chez le Stromanthe Porteana.

Après le traitement des coupes selon la méthode de Feulgen, deux petits granules d'un rouge sombre sont visibles sur le nucléole des noyaux interphasiques, comme s'ils y étaient accolés. Ils ne semblent reliés à aucun des chromocentres, pas plus à ceux situés près du nucléole qu'à ceux disposés le long de la membrane nucléaire. Pendant la prophase, ils augmentent de taille comme le font les chromocentres présents dans l'enchylème et semblent se rapprocher préférentiellement de deux d'entre eux.

La question qui se pose alors est la suivante : ces granules sont-ils les satellites observables à la métaphase? Bien que cela nous paraisse vraisemblable, nous ne pourrons être affirmatif. En effet, on peut envisager que, selon le degré de déspiralisation qui affecte le chromosome à satellite, ce dernier sera visible ou non durant l'interphase. Si ce degré est relativement faible, comme dans le cas du *Stromanthe*, le corps du chromosome donnera un chromocentre plus ou moins volumineux, son satellite à l'aspect punctiforme restera visible, le filament à peine discernable en métaphase disparaissant complètement. Si la déspiralisation est plus poussée, le satellite n'est plus visible à l'interphase. Il n'apparaît qu'en fin de prophase quand la spiralisation des chromonèmas est relativement importante (cas de certains *Ribes* observés par J. L. Hamel).

Dans un cas tel celui du *Stromanthe*, chaque satellite ne serait pas libre dans l'enchylème, mais serait relié par un très fin et très long filament (ancien filament chromatique reliant le corps du chromosome à son satellite, déspiralisé) à un chromocentre. Ce filament constituerait alors une partie du réseau dont nous avons indiqué la présence, mélangé à l'enchylème.

Si les phénomènes se passent comme nous l'avons décrit ci-dessus, une question se pose immédiatement : pourquoi les satellites apparaissent-ils comme accolés au nucléole pendant l'interphase? C'est probablement cette dernière question, à laquelle nous ne pouvons répondre ici, qui a fait émettre à certains caryologistes l'hypothèse du rôle nucléolo-formateur des chromosomes munis de satellites.

4. Les variations du nombre des chromosomes.

La constance du nombre des chromosomes a été posée comme un postulat de la génétique. Il faut dire que les dénombrements effectués dans les méristèmes radiculaires et apicaux vérifient généralement cette assertion. Cependant, on constate, à mesure que le nombre des observations grandit, que des variations du nombre des chromosomes peuvent se produire, et cela, non seulement chez la même espèce mais aussi dans la même plante.

Source : MNHN, Paris

Examinons, chez les Marantacées, les différents cas où des variations peuvent être observées :

A. Dans la même plante.

a. *La polysomatie :*

Venkatasubban (1946) constate fréquemment, dans les cellules du périblème du *Maranta nitida picta*, pour lequel $2n = 8$, la présence de 16 chromosomes. On nomme polysomatie cette polyploïdie de certaines cellules à l'intérieur d'un même organisme.

Cette tétraploïdie peut résulter soit :

— d'une endomitose, qui consiste en une division des chromosomes sans disparition de la membrane nucléaire;

— d'une mitose abortive : dans ce cas, lors de la reconstitution de la membrane nucléaire, à la télophase, les chromosomes-fils sont inclus dans le même volume nucléaire.

Nous n'avons pas observé de cellules polyploïdes à l'intérieur d'un même individu. Nous avons seulement relevé, chez le *Calathea ornata*, une anomalie mitotique qui a abouti à la formation d'une cellule à nombre haploïde de chromosomes.

b. *L'Aneusomatie :*

L'aneusomatie est la variation de cellule à cellule du nombre des chromosomes.

Nous avons observé, chez le *Maranta leuconeura*, la présence de plaques équatoriales formées de 45, 48, 49, 50, 53 chromosomes à côté d'autres, plus fréquemment rencontrées, qui en comprenaient 52. Ces faits viennent à l'appui des observations de Sharma et Bhattacharyya qui éprouvent (1958) quelques difficultés à donner, pour certaines espèces, le nombre diploïde de chromosomes. Ils indiquent que, dans ce cas, le nombre le plus fréquemment rencontré peut subir des variations comprises entre deux limites extrêmes distantes de deux, trois ou quatre unités, parfois plus.

Dans ce dernier cas, on peut expliquer cette anomalie en admettant que les deux chromatides-filles restent associées pendant un temps assez long, par leur région centromérique, si bien qu'elles passent dans le même lot de chromosomes.

Dans le cas du *M. leuconeura*, nous avons noté le comportement anormal de certains chromosomes qui se disposent dans un plan différent de celui de la plaque équatoriale. Il n'est pas impossible, d'ailleurs, que ce phénomène se régularise au cours de l'anaphase, mais aucune observation ne permet de l'affirmer.

B. Dans la même espèce :

a. *La polyploïdie.*

Dans la plupart des familles végétales on constate la présence de polyploïdes, c'est-à-dire d'individus possédant des chromosomes dont le nombre est un multiple, supérieur à deux d'un nombre de base x.

Il n'y a donc là rien d'exceptionnel à avoir dénombré, chez le *Maranta leuconeura*, var. *massangeana*, 52 chromosomes, alors que Venkatasubban, chez cette même variété, en a compté 26. Nous sommes ici en présence de deux sous-variétés ou de deux formes d'une même variété dont l'une est polyploïde par rapport à l'autre.

La présence de deux chromosomes à satellite chez le *Maranta depressa*, pour lequel nous avons déterminé $2n = 48$, nous permet d'envisager cette espèce comme un amphidiploïde résultant du croisement d'une espèce diploïde, pourvue de chromosomes à satellite, et d'une espèce qui n'en posséderait pas.

Ce qui est plus remarquable, c'est de constater à la lecture de la liste des nombres chromosomiques, présentée plus loin, la présence de plusieurs organismes triploïdes

Source : MNHN, Paris

5, répartis dans quatre genres; GORENFLOT écrivait à leur sujet : « ... la fertilité assez faible de la grande majorité des autopolyploïdes et plus spécialement des périssoploïdes tend à les faire disparaître. » Il précise encore « ... Ne peuvent subsister que les espèces pourvues d'organes assurant la multiplication végétative ». Nous savions que ces plantes se reproduisaient surtout par voie végétative, mais la présence de ces triploïdes nous montre quelle part importante ce phénomène tient aussi bien dans le maintien que dans la création des diverses espèces ou variétés composant cette famille.

b. *L'aneuploïdie* :

L'aneuploïdie est définie comme l'adjonction (ou le départ) d'un ou de plusieurs chromosomes à un stock diploïde de chromosomes. La formule chromosomique d'un organisme aneuploïde peut alors prendre l'une des formes suivantes : $2n + 1$, $2n + 2$, $2n - 1$, $2n - 2$.

Chez *le Calathea zebrina*, nous remarquons que SATO et VENKATASUBBAN ont compté 26 chromosomes, que le même VENKATASUBBAN en a trouvé 24 chez un autre individu, et que SHARMA et BHATTACHARYYA en ont compté 22. Pour notre part, nous avons trouvé 28 chromosomes chez le *Calathea ornata*, alors que SHARMA et BHATTACHARYYA ont indiqué $2n = 26$.

Il est difficile de dire si ces variations sont dues à des phénomènes d'aneuploïdie ou si elles résultent d'erreurs d'interprétation des plaques métaphasiques ou dans la détermination de la plante ou bien encore d'individus anormaux qui se maintiennent grâce à leur multiplication végétative.

Pourtant il semble que, alliée à la polyploïdie, l'aneuploïdie joue un rôle dans la création de races locales. En effet, SATO (1948) dénombre 8 chromosomes chez le *Calathea Veitchiana* alors que, deux ans plus tôt, VENKATASUBBAN en compte 26. Ce nombre peut être décomposé comme suit : $2n = [8 + (4 + 1)] \times 2 = 26$.

Il serait intéressant de pouvoir comparer morphologiquement ces deux races car, en général, l'aneuploïdie, qui apporte une perturbation dans l'équipement chromosomique de la plante, retentit sur le phénotype. Si quelques différences étaient découvertes, ne pourrait-on faire de ces deux races deux espèces distinctes?

5. Liste des nombres chromosomiques.

	n	$2n$	
TRIBU DES PHRYNIÉES.			
Calathea Bachemiana E. Morr.		26	GUILLEMET (1966).
C. grandiflora Donn.		24	VENKATASUBBAN (1946).
C. insignis Peters.		22	SATO (1948).
C. leopardina Regel.		8	SHARMA ET BHATTACHARYYA (1958).
C. Lietzei E. Morr.		24-26	VENKATASUBBAN (1946).
C. Lindeniana Wallis.		26	VENKATASUBBAN (1946). GUILLEMET (1966).
C. Makoyana E. Morr.		26	VENKATASUBBAN (1946) GUILLEMET (1966).
C. medeo-picta Regel.		22	VENKATASUBBAN (1946).
C. musaica Hort.		28	GUILLEMET (1966).
C. ornata Koern.		26	SHARMA et BHATT. (1958).
		28	GUILLEMET (1966).
C. picta Hook.		26	SHARMA et BHATT. (1958).
C. princeps Regel.		22	SHARMA et BHATT. (1958).
C. roseo-picta (Linden) Regel.		26	VENKATASUBBAN (1946).

Source : MNHN, Paris

	n	2*n*	
C. taeniosa Joris (= *Maranta asymmetrica* Hort.).		52	Sato (1948).
		24	Venkatasubban (1946).
C. undulata Regel.		22 (?)	Guillemet (1966).
C. Van den Heckei Regel.		22	Sharma et Bhatt. (1958).
C. Veitchiana Hook.		26	Venkatasubban (1946).
		8	Sato (1948 et 1962)
C. virginalis Lind.		26	Guillemet (1966).
C. zebrina Lindl.		24-26	Venkatasubban (1946).
		22	Sharma et Bhatt. (1958).
		26	Sato (1960).
Marantochloa cuspidata Milne-Redh.		28	Guillemet (1966).
M. leucantha Milne-Redh.		28	Mangenot et Mangenot (1958).
Megaphrynium macrostachyum Milne-Redh.		28	Mangenot et Mangenot (1958).
Phrynium capitatum Willd.		36	Guillemet (1966).
Sarcophrynium brachystachyum K. Schum.		28	Mangenot et Mangenot (1958).
Thaumatococcus Daniellii Benth.		20	Mangenot et Mangenot (1957).
Tribu des Marantées.			
Ctenanthe Lubbersiana Eichl.		20	Guillemet (1966).
C. Oppenheimiana K. Schum. (= *Calathea Oppenheimiana* E. Morr.).		18	Sato (1948).
Ischnosiphon bambusaceus Koern.		42	Guillemet (1966).
I. leucophaeus (Poepp. et Endl.) Koernicke		16	Gadella et Kliphuis (1964).
Maranta arundinacea var. *variegatum* W.I. Arrowroot L.		18	Sato (1948).
		48	Janaki ammal (1945).
		48	Simmonds (1954).
M. bicolor Ker-Gawl		32	Sato (1960).
M. depressa E. Morr.		48	Guillemet (1965).
M. insignis Hort.		26	Sharma et Bhatt. (1958).
M. Kejeljani E. Morr.		33	Sharma et Bhatt. (1958).
M. leuconeura E. Morrr.		26	Sharma et Bhatt. (1958).
var. *massangeana* E. Morr.		26	Venkatasubban (1946).
		52	Guillemet (1966).
M. nitida Hort.		26	Venkatasubban (1946).
M. nitida picta.		8	Venkatasubban (1946).
M. striata Veitch.		26	Sato (1948).
M. tigrina.		24	Venkatasubban (1946).
M. sp.	16		von Boenicke (1911).
Monotagma smaragdinum K. Schum.		27	Sato (1948).
Stromanthe amabilis Hort.		48	Guillemet (1966).

Source : MNHN, Paris

	n	*2n*	
S. Porteana A. Gris.		22	Guillemet (1966).
S. sanguinea Sond.	12		Suessenguth (1920).
		44	Venkatasubban (1946).
		36	Sato (1960).
Thalia dealbata Fraser.		12	Suessenguth (1921).
T. geniculata L.		18	Miege (1960).

6. Essai de classification caryo-taxinomique des Marantacées.

Les variations du nombre des chromosomes ne s'observent pas seulement dans l'individu et à l'intérieur de l'espèce; elles se produisent également à l'intérieur du genre ainsi que dans la famille. C'est cette propriété (la structure nucléaire subissant peu de variations d'un genre à l'autre) qui va nous permettre de tenter d'établir une classification caryologique des Marantacées; classification qui ne sera, bien sûr, que partielle puisque seulement 12 genres sur les 29 que comprend la famille ont, à ce jour, fait l'objet d'études cytologiques.

Pour cette discussion, nous utiliserons le cadre taxinomique établi par Schumann. Cet auteur sépare la famille en deux tribus; nous verrons s'il convient ou non de garder cette distinction.

A. TRIBU DES PHRYNIÉES

1. Sarcophrynium.

Dans ce genre une seule espèce, *Sarcophrynium brachystachium*, a été étudiée; S. et G. Mangenot ont trouvé $2n = 28$ chromosomes.

2. Megaphrynium.

Ce genre d'Afrique tropicale n'est pas décrit dans la classification de Schumann. Hutchinson dans « The Families of Flowering Plants » l'introduit dans la tribu des Phryniées à côté des *Sarcophrynium*. L'étude caryologique qu'ont faite S. et G. Mangenot chez le *Megaphrynium macrostachyum*, pour lequel ils ont donné $2n = 28$, confirme le rapprochement de ces deux genres effectué par Hutchinson en se basant sur les seules données morphologiques.

3. Thaumatococcus.

Dans ce genre encore une seule espèce a été étudiée : le *Thaumatococcus Daniellii* chez lequel S. et G. Mangenot ont compté $2n = 20$ chromosomes.

4. Phrynium.

L'espèce que nous avons étudiée, le *Phrynium capitatum* possède 36 chromosomes. Nous avons pu, grâce aux différences de taille et de forme qu'ils présentent, les apparier trois à trois. Cet individu s'avère donc être un autotriploïde au nombre de base $x = 12$.

5. Marantochloa.

Nous avons dénombré 28 chromosomes chez le *M. cuspidata*, confirmant par là les observations de S. et G. Mangenot qui ont trouvé également $2n = 28$ chez le *M. leucantha*. Nous pouvons envisager pour ce genre que $x = 14$.

6. Calathea.

Rappelons tout d'abord que Darlington et Wylie (1955) recensent plusieurs nombres chromosomiques relatifs au genre *Calathea*. Ils donnent $x = 4, 11, 12, 13$.

Source : MNHN, Paris

Au cours de notre travail, nous avons trouvé, chez quatre espèces, $n = 13$ et chez deux autres : le *C. ornata* et le *C. musaica* $n = 14$. En ce qui concerne le *C. ornata* nous pouvons envisager que ce nombre dérive de $n = 13$, déjà déterminé chez cette même espèce par SHARMA et BHATTACHARYYA, et cela par gain d'un chromosome. Il est possible que chez le *C. musaica* le nombre $n = 14$ dérive également de $n = 13$; la présence de deux petits chromosomes (dont la longueur ne dépasse pas 0,5 μ) pouvant résulter de la fragmentation d'un couple de chromosomes de longueur plus importante est en faveur d'une telle hypothèse.

Pour bien montrer le sens de l'évolution des nombres chromosomiques dans ce genre, nous grouperons les nombreux résultats actuellement connus dans un tableau qui indiquera la fréquence absolue avec laquelle nous rencontrerons chaque nombre de base :

x	4	11	12	13	14
Fréquences	2	5	4	11	2

Étant donné que, d'une part, $x = 4$ est le nombre de base le plus petit que l'on rencontre à l'intérieur du genre (et de la famille), et qu'il peut ainsi être considéré comme proche des types ancestraux, que, d'autre part, il existe dans une même espèce des individus à $n = 4$ et $n = 13$ (*C. Veitchiana*) et qu'enfin le nombre $n = 13$ est le plus fréquent, on peut envisager une évolution des nombres de base de la façon indiquée par le schéma 4.

Ce tableau évolutif nous montre que les nombres de base secondaires $x = 11$, 12, 13, et 14 dérivent tous d'un nombre de base primaire $x = 4$, dont seraient peut-être issues des séries de bases $x = 3$ et $x = 5$, par des phénomènes d'alloploïdie et que certains ont pu éventuellement se transformer l'un en l'autre par des phénomènes d'aneuploïdie. Signalons que, sur ce schéma, l'épaisseur des voies évolutives envisagées indique la fréquence relative de réussite.

B. TRIBU DES MARANTÉES

1. MARANTA.

DARLINGTON et WYLIE donnent 6 et 13 comme nombres de base. A la suite de nos observations nous avons trouvé $n = 13$ chez le *M. leuconeura* et $n = 12$ chez le *M. depressa*, espèce que nous considérons, par suite de la présence de 2 chromosomes à satellite, comme un tétraploïde hybride.

En comptant 33 chromosomes chez le *M. Kejeljani*, SHARMA et BHATTACHARYYA permettent d'avancer $x = 11$ comme autre nombre de base probable chez ce genre.

SATO (1960) compte 32 chromosomes chez le *M. bicolor* qu'il considère comme un allotétraploïde dérivant d'espèces à 8 chromosomes. Cette observation confirmant celle de VENKATASUBBAN qui a compté 8 chromosomes chez le *M. nitida picta* (espèce que nous n'avons trouvée sur aucun index de botanique) nous permet d'avancer également $x = 4$ et $x = 8$ comme nombres de base primaire et secondaire.

Nous montrerons l'importance de ces divers nombres de base dans un tableau des fréquences.

Comme chez le genre *Calathea* nous retrouvons $x = 4$ comme nombre le plus bas et $x = 13$ comme nombre le plus fréquent.

Bien que les observations soient encore trop fragmentaires et que certains nombres de base restent à confirmer (ou à infirmer), on peut envisager que ce genre a subi une évolution peu différente de celle imaginée pour le genre *Calathea*.

Source : MNHN, Paris

x	4	6	8	11	12	13
Fréquences	1	1	1	1	2	4

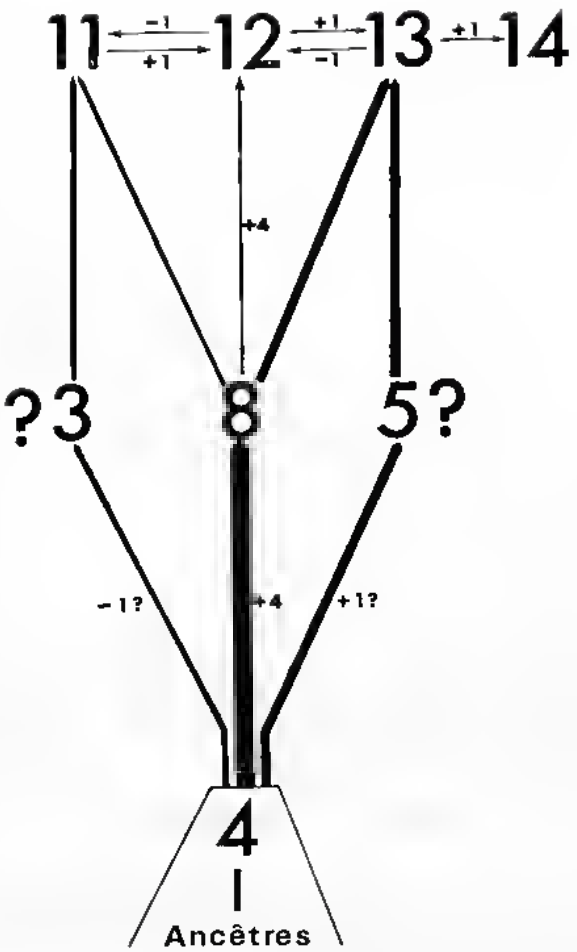


SCHÉMA 4

2. STROMANTHE.

A ce jour, les études n'ont porté que sur deux espèces. SUESSENGUTH a compté 12 bivalents dans les plaques équatoriales des cellules-mères du pollen de *S. sanguinea*. SATO confirme ce résultat en trouvant 36 chromosomes dans un individu triploïde, ce qui permet de donner $x = 12$ comme nombre haploïde de cette espèce. Après ces études, on pouvait croire que le nombre $2n = 44$ trouvé chez une race tétraploïde de *S. sanguinea*, par VENKATASUBBAN, était entaché d'erreur.

Nos observations effectuées chez le *S. Porteana* pour lequel $2n = 22$, et chez le *S. amabilis* pour lequel $2n = 48$ nous permettent de donner $x = 11$ et 12 comme nombre de base et ainsi de confirmer les précédents résultats. Chez le *S. sanguinea*, comme chez d'autres genres et espèces de la famille, la polyploïdie semble doublée d'une aneuploïdie.

En résumé, chez le genre *Stromanthe*, $x = 11$ et 12.

Source : MNHN, Paris

3. Ctenanthe.

Sato donne pour le *Ctenanthe Oppenheimiana* $n = 9$. Il explique que le nombre diploïde $2n = 18$ dérive, chez cette espèce, du type primitif $n = 4$ qu'il a lui-même observé chez le *Calathea Veitchiana*, par tétraploïdie et fragmentation d'un chromosome.

Pour notre part, nous avons dénombré 20 chromosomes chez le *C. Lubbersiana;* espèce que nous considérons diploïde (présence d'un couple de chromosomes particuliérement caractéristique).

Ces études nous permettent de donner $x = 9$ et 10 comme nombres de base du genre *Ctenanthe.*

4. Ischnosiphon.

Nous avons examiné une seule espéce : *Ischnosiphon bambusaceus.* Celle-ci posséde 42 chromosomes de taille et d'aspect peu dissemblables. Cette homogénéité de la garniture chromosomique, nous permet d'envisager cet individu soit comme un diploïde au nombre de base $x = 21$, soit comme un triploïde pour lequel $x = 14$, soit encore comme un hexaploïde de base 7. Toutefois, étant donné qu'il existe, dans la famille, de nombreux individus triploïdes et que le nombre de base $x = 14$ y est déjà présent, nous donnons, á ce nombre, une légére préférence. L'étude d'autres plantes appartenant à cette même espèce, ainsí que celle d'autres espéces permettra probablement d'effectuer un choix plus précis.

Mais Gadella et Kliphuis ont établi en 1964 que l'*Ischnosiphon leucophaeus* est caractérisé par $n = 8$. Il convient de noter que cette espèce appartient à la section *Euschenosiphon*, alors que la première appartient à la seconde *Bambusastrum.*

5. Monotagma.

Chez le *Monotagma smaragdinum* Sato a dénombré 27 chromosomes. Il dít se trouver en présence d'un allotriploïde dont le nombre de base est $x = 9$.

6. Thalia.

Le dénombrement chromosomique effectué par Suessenguth chez le *Thalia dealbata*, qui possède 12 chromosomes, permet de supposer $x = 6$. Le *T. geniculata*, avec ses 18 chromosomes, serait probablement triploïde.

Après cette discussion des nombres chromosomiques menée genre par genre, nous pouvons tirer quelques conclusions au niveau de la famille.

La famille des Marantacées se révèle, de par la variété des nombres chromosomiques que l'on rencontre chez ses représentants, très hétérogène. Nous avons en effet rencontré chez les différents genres, jusqu'á ce jour étudiés, les nombres de base suivants : $x = 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14$ voisinant avec le nombre $x = 4$ supposé primitif ou tout au moins proche des formes ancestrales.

Nous avions espéré, au départ de ce travail, que les études caryologiques permettraient de proposer une classification cytologique de cette famille ou tout au moins de confirmer sa séparation en deux tribus telle qu'elle est généralement admise. Malheureusement nos résultats vont à l'encontre de nos espérances.

Nous ne pouvons pas, en effet, effectuer une classification cytologique de la famille, certains genres, en particulier *Maranta* et *Calathea* apparaissant trop hétérogénes. Chez eux, les formes ancestrales ($x = 4$) voisinent avec des formes plus évoluées ($x = 11, 13$) ce quí nous permet de penser qu'ils évoluent lentement; la multiplication végétative, en permettant la reproduction des individus anormaux ou stériles, devant prendre une part importante au déroulement d'un tel phénomène.

Nos résultats caryologiques ne confirment pas, non plus, la séparation en deux tribus effectuée par Schumann en se basant sur les seuls caractères de morphologie

Source : MNHN, Paris

florale, à savoir : la présence d'un ovaire triloculaire, parfois uniloculaire, contenant trois ovules chez les Phryniées et d'un ovaire uniloculaire à un seul ovule chez les Marantées car :

— dans les deux tribus nous retrouvons :

- une structure nucléaire quasi-identique;
- la moitié des nombres de base ($x = 4, 11, 12, 13$) dont le nombre le plus primitif $x = 4$;

— les genres *Calathea* et *Maranta* qui appartiennent à la même zone géographique (Amérique) subissent une évolution dans leurs nombres chromosomiques sensiblement parallèles.

Par contre, nos résultats s'accordent avec les conclusions morphologiques et anatomiques de Tomlinson qui ne constate pas de distinction tranchée entre les deux tribus, bien que quelques genres puissent avoir des caractères particuliers. Il continue en ces termes : « d'ailleurs, les différents genres, eux-mêmes, n'ont pas souvent de caractères distinctifs très nets ». Cette remarque s'applique notamment aux *Calathea* et aux *Maranta* qui, bien qu'appartenant chacun à une tribu différente, ne sont pas identifiables sans leurs fleurs.

Les travaux d'Hegnauer concernant la biochimie de ces plantes ne nous ont apporté aucun renseignement permettant d'appuyer l'une ou l'autre thèse. Dans ce domaine, des études intéressantes restent à entreprendre.

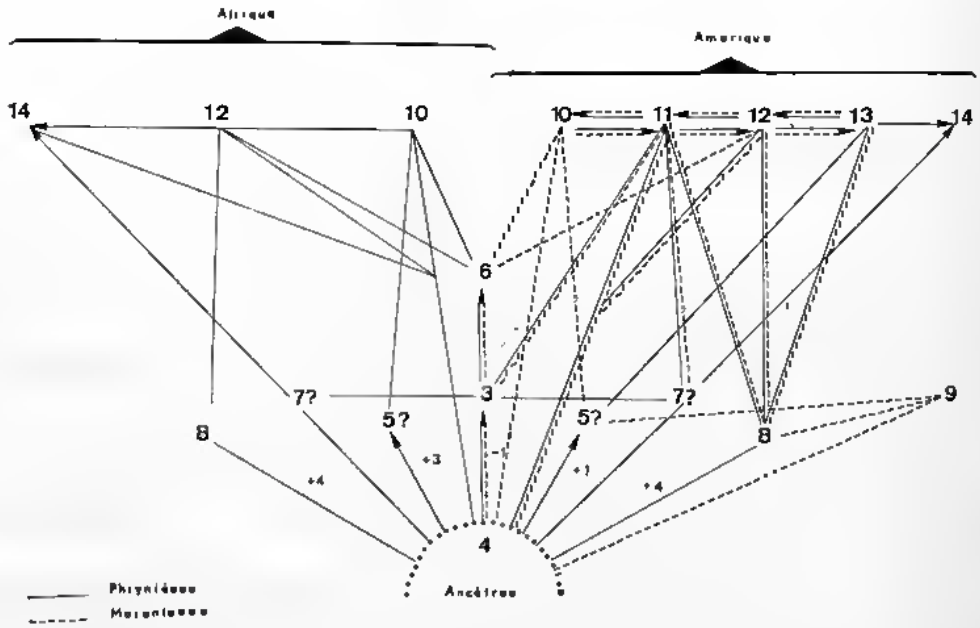


SCHÉMA 5

Ces considérations nous indiquent combien ces espèces sont, aussi bien morphologiquement, anatomiquement que caryologiquement proches les unes des autres, et qu'elles dérivent probablement d'un ancêtre commun. Elles nous montrent également combien leur séparation en deux tribus, qui peut s'admettre du seul point de vue de la morphologie, nous paraît quelque peu artificielle.

Pour conclure, en tenant compte de la répartition géographique, nous avons imaginé une évolution des nombres de base actuellement connus selon le schéma 5.

Source : MNHN, Paris

Sur ce système évolutif, pour une grande part hypothétique étant donné le petit nombre des résultats caryologiques connus, nous avons voulu montrer :

— comment ces espèces ont pu dériver d'un ancêtre commun, au type caryologique primitif de base $x = 4$, retrouvé en Amérique;

— l'importance qu'a pu prendre un genre tel que le genre THALIA ($n = 6$) qui se rencontre à la fois en Amérique et en Afrique dans l'évolution phylogénétique de la famille. Nous verrons plus loin qu'il aura également un grand intérêt pour rapprocher les Marantacées de certaines autres Scitaminées.

Sur ce schéma évolutif, de plus, nous avons indiqué d'une façon différente l'évolution des nombres de base à l'intérieur de chaque tribu, ce qui nous permet de mettre en évidence le parallélisme d'évolution que subissent les genres américains, à savoir, *Maranta*, *Stromanthe* et *Calathea*.

Afin de préciser et de compléter certains de nos nombres de base et éventuellement de découvrir une espèce africaine possédant $2n = 8$ chromosomes, de nombreuses études se révèlent encore nécessaires. Ce n'est que lorsque tous les genres auront été cytologiquement inventoriés que les caryologistes pourront proposer un schéma évolutif valable. Il faut souhaiter que ce dernier soit proche de celui proposé ici.

V. LES SCITAMINÉES

Il convient maintenant de rassembler les conclusions proposées pour chacune des familles étudiées ici et, prenant les caractères caryologiques pour critères, d'estimer s'il existe entre celles-ci une parenté suffisante pour justifier leur groupement dans un ordre unique, puis, dans l'affirmative, de définir leurs affinités et de les comparer à celles suggérées par l'anatomie, la morphologie, la biochimie, la palynologie.

Il existe chez les Scitaminées une homogénéité très nette si l'on en juge d'après la structure nucléaire. Toutes, du moins dans l'état actuel de nos connaissances, ont des noyaux de type « disréticulés chromocentriques »; aucune n'a montré de noyaux « euréticulés ». Sans doute observe-t-on à l'intérieur du type disréticulé des états divers pour les éléments réticulés et une densité variable pour les chromocentres, marquée aussi bien par leur nombre que par leur taille. Peut-être pouvons-nous trouver là une indication sur la « jeunesse » relative des différents genres. En effet, chez le *Strelitzia reginae*, le *Ravenala madagascariensis*, les *Musa* et les *Ensete*, comme chez les *Canna*, le semi-réseau est nettement visible, se détachant bien sur un enchylème normalement incolore. Chez l'*Ammomum granum paradisi* et chez le *Marantochloa cuspidata*, il est encore reconnaissable et amène à penser qu'ils ont, comme les précédents, des noyaux semi-réticulés typiques. Déjà chez les *Heliconia* les éléments réticulés tendent à raccourcir leurs portions visibles qui se perdent assez rapidement dans le nucléoplasme en lui donnant une teinte à peine rosée. Il en est encore ainsi chez de nombreuses Zingibéracées et chez quelques Marantacées. Mais chez le *Costus Lucanusianus* les filaments colorés ont pratiquement disparu, tandis que l'enchylème, vraisemblablement encombré d'éléments chromatiques trop fins pour être discernables avec le microscope photonique, devient légèrement rose après la réaction nucléale de Feulgen. Il en est de même chez la plupart des Marantacées. Chez quelques-unes de celles-ci la chromatine figurée peut se réduire aux seuls chromocentres; on peut dire à propos de ces noyaux qu'ils sont « aréticulés chromocentriques ». Le nombre des chromocentres est le plus souvent inférieur à celui des chromosomes; il l'atteint quelquefois, chez le *Strelitzia reginae* par exemple.

Ces types de structure nucléaire sont en rapport avec les dimensions des chromosomes, qui peuvent tous être qualifiés de « courts ». Les plus longs d'entre eux, en effet, appartenant au *Strelitzia reginae* ne dépassent pas 3,5 μ. Cependant, si cette

Source : MNHN, Paris

espèce possède les plus grands chromosomes en même temps que des noyaux semi-réticulés typiques, le *Marantochloa cuspidata*, tout en présentant des noyaux du même type, n'a que des chromosomes fort courts (moins de 1 μ). Au contraire le *Calathea virginalis* est remarquable par ses noyaux aréticulés à gros chromocentres et ses chromosomes trapus presque tous longs de 1 μ, mais dont deux atteignent 2,5 μ.

Toutefois le réticulum est mieux marqué chez les espèces habituellement reconnues comme les plus anciennes, les *Strelitzia*, le *Ravenala*, alors que les espèces possédant des noyaux presque aréticulés ou aréticulés sont très souvent jugées plus jeunes par exemple, d'après le nombre de leurs chromosomes ou leurs caractères morphologiques. Cependant ce parallélisme entre la structure nucléaire et l'âge supposé d'un genre ou d'une espèce n'est pas absolu, comme l'a montré Mlle Fouët chez les Malpighiacées ; il semble en effet y avoir une sorte d'évolution pseudo-cyclique, comparable à celle définie par Gaussen, faisant apparaître des structures de type « ancien » chez des espèces « jeunes ». On peut alors se demander si le *Marantochloa cuspidata*, possédant un équipement de 28 petits chromosomes et une structure nucléaire semi-réticulée, ne serait pas une espèce beaucoup plus jeune que le *Strelitzia reginae* n'ayant que 14 chromosomes, mais beaucoup plus grands (près de trois à plus de quatre fois plus longs suivant les paires).

Il paraît néanmoins logique d'admettre, d'après la seule structure nucléaire, que les Scitaminées forment un groupe naturel, relativement évolué, puisqu'on n'y observe plus de noyaux euréticulés, mais seulement des noyaux disréticulés, correspondant à des chromosomes petits.

Cette relative jeunesse des Scitaminées est également mise en évidence par l'examen du nombre des chromosomes caractéristiques des diverses espèces appartenant à chacune des familles étudiées. Car il n'y a que trois espèces actuellement connues présentant un nombre haploïde de chromosomes correspondant au nombre de base originel $x = 4$, que nous proposons en accord avec d'autres auteurs, Satq, Sharma et Bhattacharyya, Venkatasubban par exemple. Or l'une d'elles, le *Calathea Veitchiana*, qui est très fréquemment cultivée en raison de sa valeur ornementale, peut également avoir $2n = 26$ et une autre, le *Maranta nitida-picta*, possède à côté des cellules diploïdes ($2n = 8$) des cellules tétraploïdes où l'on observe 16 chromosomes. Fort curieusement ces trois espèces appartiennent aux genres *Calathea* et *Maranta*, dont les autres représentants, ainsi d'ailleurs que la plupart des Marantacées, paraissent constituer un groupe évolué, tant par leur structure nucléaire et les nombres de leurs chromosomes tous relativement élevés que par leurs caractères morphologiques et anatomiques. Peut-être s'agit-il là d'ailleurs d'un retour, résultant de phénomènes complexes, à un état ancestral chez des plantes déjà hautement spécialisées.

Cependant les genres habituellement considérés comme « anciens » semblent avoir une origine alloploïde due à la combinaison de l'équipement de base $x = 4$ avec deux équipements dérivés primaires par perte ou gain d'un chromosome, $x = 3$ et $x = 5$, donnant des nombres de bases secondaires $x = 6, 7, 8, 9$ et 10. De ceux-ci dériveraient à leur tour des nombres tertiaires, caractéristiques d'espèces plus jeunes, $x = 11, 12, 13$ et 14, puis $x = 17$ et 21 (dans cette énumération les nombres de base encore hypothétiques sont écrits en caractères gras). Cette dérivation des nombres de base par paliers successifs, à laquelle se sont certainement combinés des phénomènes d'aneuploïdie (perte ou gain d'un ou plusieurs chromosomes, fragmentation ou accolement de chromosomes), suggère immédiatement que les Scitaminées forment, d'après ce seul point de vue de la caryologie, un ensemble naturel, relativement évolué, ayant à son origine des ancêtres communs que Tomlinson appelle des Proto-Scitaminées.

Les dénombrements chromosomiques confirment donc encore l'unité systématique de cet ensemble, déjà reconnue par les systématiciens comme par les palynologistes et les biochimistes. En effet, Erdtmann insiste sur l'aspect comparable du pollen

Source : MNHN, Paris

caractéristique des différents genres, quelle que soit la famille où ils sont rangés. HEGNAUER, de son côté, estime que les Scitaminées actuelles doivent descendre de végétaux qui accumulaient l'acide silicique (on trouve des concrétions siliceuses chez des représentants de toutes les familles) en même temps que l'oxalate de calcium (toutes en possédent encore en cristaux isolés ayant des aspects variés et les Musacées présentent même des raphides, comme devaient en avoir leurs ancêtres supposés) et qui constituaient leurs réserves sous forme de grains d'amidon (les rhizomes des Scitaminées actuelles en sont particulièrement riches) et synthétisaient des leucoanthocyanes (*cf.* le tableau 69 de la p. 471).

Cette unité des Scitaminées une nouvelle fois reconnue, il nous faut regarder comment, à l'intérieur de cet ordre, les familles se diversifient et comment elles s'y répartissent d'aprés leurs affinités réciproques.

Il apparaît immédiatement qu'un certain nombre de genres sont issus plus particuliérement des végétaux ayant eu le nombre originel $x = 4$ combiné avec les nombres primaires $x = 3$ et $x = 5$ et que d'autres au contraire descendraient d'ancêtres ayant possédé le nombre dérivé $x = 3$.

Parmi les premiers nous devons ranger les Musacées á l'exception des *Heliconia*, un grand nombre de Marantacées et les *Canna* peut-être.

Parmi les seconds se placent les *Helicionia*, les Zingibéracées, et chez les Marantacées, le genre *Thalia* dont une des espèces est á la fois américaine et africaine.

Une telle coupure correspond-elle à celle que propose, par exemple, en 1962 TOMLINSON á la suite de ses recherches morphologiques et anatomiques, en même temps qu'il tient compte des résultats biochimiques présentés par HEGNAUER.

D'aprés leur mode de végétation, il est incontestable que les Musacées, une fois privées des *Heliconia*, constituent un ensemble distinct des autres Scitaminées. En ne tenant compte que de ce seul caractére, il apparaît que le type le plus ancien serait celui du *Phenakospermum* qui, selon TOMLINSON (1962, fig. 4, p. 204) présente une tige arborescente dressée, terminée par une inflorescence et qui se reproduit par voie végétative grâce à des rejetons portés par des stolons. Il est trés regrettable de ne pas connaître les caractéres caryologiques de ce genre. Chez les *Musa* et les *Ensete*, l'appareil végétatif ressemble á un cormus portant une inflorescence terminale, mais seuls les premiers peuvent se multiplier par des drageons alors que les seconds sont devenus monocarpiques. Chez les *Strelitzia* et le *Ravenala*, le pseudo-tronc est plus ou moins développé et la reproduction végétative se fait encore par drageonnement, mais les inflorescences sont latérales. S'opposant à cet ensemble, on trouve toutes les autres Scitaminées, qui dériveraient cependant du *Phenakospermum*, comme en témoigne leur appareil végétatif devenu un rhizome á croissance sympodiale, plus ou moins épais et plus ou moins court suivant les genres, et dont la structure est trés comparable à celle de ses stolons; elles sont également remarquables par leurs tiges dressées, grêles et herbacées.

Si nous utilisons maintenant un caractére biochimique, tel que celui fourni par la présence de raphides d'oxalate de calcium, on constate que les *Heliconia* se regroupent avec les autres Musacées, qui en possédent toutes. Elles s'opposent alors aux autres Scitaminées qui n'en ont point. Cette coupure correspond à peu prés á celle que suggére l'examen des cellules stomatiques : celles-ci sont parfaitement symétriques chez les Musacées *sensu lato* et à peu près symétriques chez les Cannacées; elles sont nettement dissymétriques chez les Marantacées, les Lowiacées et les Zingibéracées *sensu lato*.

Il semble donc y avoir un premier groupe de genres affines par de nombreux caractéres, *Musa*, *Ensete*, *Strelitzia*, *Ravenala*, *Phenakospermum* et, par quelques-uns seulement, *Heliconia;* mais celui-ci différe des précédents, comme d'ailleurs de toutes les autres Scitaminées, par la structure très particuliére des fleurs, qui ne ressemble

Source : MNHN, Paris

à aucune autre en raison de leur symétrie inversée. Cet isolement se trouve confirmé par leur appareil végétatif, un rhizome et par leur nombre chromosomique de base, $x = 6$. Ces caractères distinctifs paraissent justifier la proposition de NAKAI, puis de TOMLINSON (1962) de placer ce genre dans une famille qui lui serait propre, celles des Héliconiacées. Ces *Heliconia*, en raison du nombre et de la taille réduite de leurs chromosomes, de la structure de leurs noyaux à peine semi-réticulés, semblent être plus « jeunes » que les autres Musacées.

Celles-ci forment-elles alors un ensemble homogène correspondant à une famille unique ou doivent-elles être réparties entre deux familles distinctes, comme le font NAKAI et TOMLINSON? Nous avons vu que, d'après les caractères caryologiques, on pouvait reconnaître deux groupes, qui se différencient d'ailleurs par la position des inflorescences, terminale chez les Musacées *sensu stricto*, limitées aux deux genres *Musa* et *Ensete*, latérales chez les Strélitziacées (*Ravenala*, *Strelitzia*). Il serait utile de savoir d'après sa caryologie où se placerait le genre *Phenakospermum* qui, malgré son inflorescence terminale, est morphologiquement intermédiaire entre les deux familles.

Ainsi nous en arrivons à admettre chez les Scitaminées l'existence d'un sous-ordre correspondant à l'ancienne famille des Musacées, constitué de trois familles, dont deux au moins sont encore représentées par des végétaux possédant des caractères relativement primitifs tant sur le plan de la morphologie, de la caryologie que de la biochimie (raphides).

La plupart des Marantacées actuelles, d'après les nombres de base qui peuvent leur être attribués, dérivent également de combinaisons entre le nombre d'origine $x = 4$ et les nombres dérivés primaires $x = 3$ et $x = 5$; elles devraient se rapprocher de ce premier ensemble. Or les caractères morphologiques, tout en permettant de les délimiter, suggèrent plutôt de les rapprocher des Zingibéracées : comme chez celles-ci l'androcée est fort réduit, les cellules stomatiques sont nettement dissymétriques, l'appareil végétatif est pérenne par un rhizome, mais c'est aussi un caractère des *Heliconia*. Avec ceux-ci encore et les *Canna*, elles ont une même structure anatomique au niveau des entre-nœuds. Avec les Héliconiacées et les Musacées, elles possèdent dans leurs tissus des files de cellules aux parois inégalement épaissies, accumulant la silice; de telles cellules existent bien chez les Strélitziaciées, mais elles occupent une position superficielle, comme cela doit être le cas chez certaines Zingibéracées.

Ainsi les Marantacées semblent avoir des affinités tantôt avec les groupes plus anciens des Musacées *sensu lato*, tantôt avec les Zingibéracées. Mais il est vrai qu'à côté des espèces descendant d'ancêtres ayant eu pour nombre chromosomique de base le complexe $x = 4 + x = 3$ ou $x = 5$, il existe le genre *Thalia*, dont les représentants vivent à la fois dans l'Ancien et le Nouveau Mondes et qui, comme les Zingibéracées, a pour nombre de base $x = 6$, vraisemblablement dérivé de $x = 3$.

Il convient de noter également que les Marantacées représentent une famille relativement « jeune », puisqu'elle groupe des genres souvent mal délimités, caractérisés par des chromosomes très courts, associés à des nombres chromosomiques généralement élevés, dérivant les uns des autres par aneuploïdie; celle-ci peut apparaître au sein d'un genre, parfois même chez une espèce. Sans doute les Marautacées forment-elles un ensemble encore doué d'un réel pouvoir évolutif, ce qui explique la difficulté de leur systématique et rend provisoire tout essai de classification. D'ailleurs leurs possibilités de multiplication végétative permettant aux formes transitoires de survivre accroît encore la confusion.

Faut-il admettre que les Marantacées représentent un rameau isolé des Scitaminées? Peut-être ont-elles cependant quelques affinités avec la famille des Cannacées qui possèdent avec elles une demi-étamine fertile dans chacune de leurs fleurs et des graines non-arillées. Après avoir hésité, TOMLINSON, en 1962, dans le schéma résumant sa

Source : MNHN, Paris

pensée sur l'évolution des Scitaminées (p. 209), finit par attribuer à ces deux familles une origine commune; mais il admet aussi qu'elles se sont détachées pour évoluer indépendamment. Le rameau des Marantacées s'est alors diversifié en donnant de nombreux genres. Celui des Cannacées, montrant un dynamisme moins grand, n'a produit que le genre *Canna*, apparemment plus « ancien », malgré une plus forte dissymétrie des fleurs, que les plus primitives des actuelles Marantacées, tant en raison des dimensions plus grandes des chromosomes que de la structure semi-réticulée vraie des noyaux interphasiques, tant en raison de leurs nombres chromosomiques de base unique, x = 9, sans doute pourtant dérivés des nombres plus primitifs, $x = 4$ et $x = 5$, que de la grande unité morphologique qu'il permet d'expliquer.

Il y aurait donc là un second ensemble, lui aussi équivalent à un sous-ordre, groupant deux familles remarquables par la réduction extrême de l'androcée, mais cependant bien différentes par certains de leurs caractères, comme, par exemple, la présence de canaux à mucilage et l'absence de poils chez les Cannacées, et surtout par le degré respectif de leur pouvoir évolutif.

Les Zingibéracées *sensu lato* forment-elles un troisième sous-ordre? Si l'on admet qu'elles ont toutes pour ancêtres des végétaux ayant possédé presque exclusivement le nombre chromosomique de base $x = 3$, comme nous l'avons supposé, elles semblent s'être séparées très tôt des autres Scitaminées et représenter un ensemble homogène et bien caractérisé. Cet isolement se trouve confirmé sur le plan de la morphologie et de la biologie florales, puisqu'elles sont les seules parmi les Scitaminées à avoir une seule étamine entièrement fertile. Cet ensemble a sans doute une origine commune. Mais ici encore, comme dans le sous-ordre précédent, il existe une famille douée d'assez faibles possibilités évolutives, les Costacées, caractérisée par le seul nombre chromosomique de base $x = 9$, et une autre, les Zingibéracées *sensu stricto*, qui n'a pas encore achevé son évolution et qui présente, au niveau de bien des genres, une multiplicité de nombres chromosomiques. Cependant il est indispensable de noter qu'ici les Costacées montrent un type nucléaire évolué (type à peu près dépourvu de semi-réseau) et des chromosomes de petites dimensions. Elles paraissent de la sorte plus jeunes que les Cannacées; sans doute en se spécialisant plus tardivement ont-elles trouvé un équilibre que les Zingibéracées n'ont pas encore atteint.

Il est curieux de constater que le nombre de base $x = 9$, quelle que soit son origine ($x = 3 + 6$ ou $x = 4 + 5$), semble correspondre, chez toutes les Scitaminées qui le possèdent, à un état d'équilibre tel qu'elles perdent en l'acquérant leurs possibilités évolutives : le genre *Ensete*, chez les Musacées, n'est constitué que par quelques espèces de l'Ancien Monde très comparables; le genre *Canna*, s'il présente davantage d'espèces réparties entre l'Amérique, l'Afrique et l'Asie, est cependant très homogène; les Costacées, plus jeunes, ne comptent que quatre genres très proches les uns des autres, même si leur aire géographique est vaste, l'Amérique et l'Afrique.

Pour conclure, il semble possible de dire que les Scitaminées constituent un ordre naturel, rassemblant au moins trois groupes bien caractérisés de genres ayant une origine commune. A ces trois groupes il convient vraisemblablement d'en ajouter un quatrième, propre aux Lowiacées, qui sont seules à posséder un ovaire infère et qui, d'après les caractères anatomiques et morphologiques que leur reconnaît TOMLINSON, formeraient un terme de passage entre l'ensemble relativement primitif des Strélitziacées, des Musacées et des Héliconiacées, puisque elles ont toutes plusieurs étamines fertiles et des raphides d'oxalate de calcium intracellulaires, et les formes plus jeunes se groupant d'une part chez les Zingibéracées et les Costacées, d'autre part chez les Marantacées et les Cannacées, qui ont, comme elles, des cellules stomatiques plus ou moins asymétriques. Une étude caryologique du genre *Orchidantha* permettra seule de savoir s'il en est bien ainsi. En attendant celle-ci, qui, espérons-le, ne tardera point trop, nous pouvons affirmer que pour les genres étudiés par les caryologistes, les conclu-

Source : MNHN, Paris

sions sont trés comparables á celles proposées en 1962 par TOMLINSON. A quelques détails près, le schéma qu'il propose pour les résumer, peut être retenu. Celui que nous présentons ici, inspiré du sien, tient compte des caractéres suivants : la nature de l'appareil végétatif (pseudo-tronc ou pseudo-cormus d'une part, rhizome d'autre part), la présence ou l'absence de raphides, la symétrie ou la dissymétrie des cellules stomatiques, les nombres chromosomiques de base reconnus dans chaque famille. Comme sur le schéma de TOMLINSON, le degré d'évolution relative de chacune est matérialisé par la longueur du trait la reliant aux Protoscitaminées.

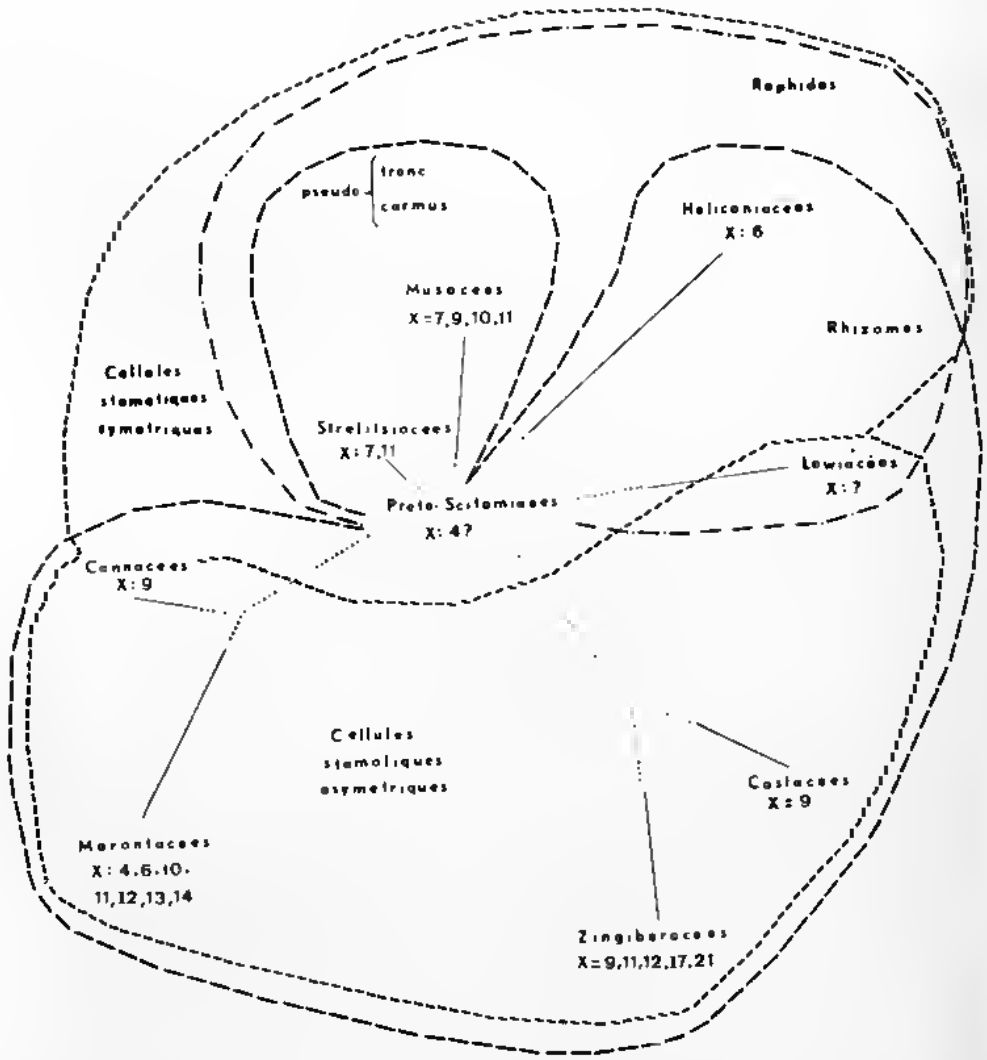


SCHÉMA 6

Ce schéma montre qu'il y a une réelle concordance entre les résultats obtenus par les morphologistes, les biochimistes et les caryologistes. Cette concordance prouve une fois de plus que les disciplines modernes de la systématique apportent une contribution non négligeable à la meilleure connaissance d'un ensemble végétal tel que l'ordre des Scitaminées, en fournissant une somme de caractéres nouveaux qu'il s'agit de confronter à ceux de la morphologie traditionnelle, puis de hiérarchiser selon les principes définis par Antoine-Laurent de JUSSIEU.

Source : MNHN, Paris

Résumé

Les types de structures nucléaires et les modes évolutifs de la mitose ont été définis chez quatre des cinq familles habituellement groupées dans l'ordre des Scitaminées : Musacées, Zingibéracées, Cannacées et Marantacées. On y observe des noyaux disréticulés à chromocentres, présentant un « semi-réseau » chez les espèces anciennes, qui s'estompe de plus en plus, puis disparaît chez les espèces les plus évoluées à chromosomes courts. Parmi les trente-quatre nombres chromosomiques déterminés, vingt-quatre sont nouveaux, sept vérifient des résultats antérieurs, deux révèlent des degrés de polyploïdie non encore signalés, un est en désaccord avec des dénombrements précédents. Les caractères nucléaires et chromosomiques ainsi obtenus, comparés à ceux des autres caryologistes, ont permis de déterminer les nombres de base caractéristiques de chaque genre et ont conduit à considérer les Scitaminées comme un ordre naturel, dont les représentants actuels paraissent avoir des ancêtres communs; ceux-ci auraient eu pour nombre de base $x = 4$, retrouvé chez trois Marantacées, sans doute à la suite d'un phénomène de surévolution, suivant le sens que GAUSSEN donne à ce mot. En confrontant les caractères biochimiques recensés pour les Scitaminées par HEGNAUER, palynologiques présentés par ERDTMAN, anatomiques et morphologiques définis par TOMLINSON, il paraît légitime d'admettre l'existence de huit familles reconnues par NAKAI, puis par TOMLINSON : Strélitziacées, Musacées et Héliconiacées, Zingibéracées et Costacées, Marantacées et Cannacées, formant ainsi trois sous-ordres, et Lowiacées pour lesquelles il n'y a pas encore de données caryologiques. Enfin il est possible d'établir un schéma évolutif très comparable à celui que proposait TOMLINSON en 1962.

Summary

The types of nuclear structure and the evolutionary methods of mitosis have been defined for four of the five families normally grouped in the order Scitamineae : Musaceae, Zingiberaceae, Cannaceae, Marantaceae. The nuclei are disreticulate with chromencenters showing a « semi-reticulum » for the older species, which becomes less and less distinct until it desappears in the most highly evolued species with shorter chromosomes. Among the thirty-four chromosomes numbers determined, twenty-four are new, seven verify previous results, two reveal degrees of polyploidy not yet pointed out, one desagrees with preceeding enumerations. The nuclear and chromosome characteristics thus obtained and compared with those of other caryologists have permitted the determination of the basic numbers characteristic for each genus and has lead to the consideration of the Scitamineae as a natural order, for which the living representantives seem to have common ancesters; the latter would have had for their basic numbers $x = 4$, found in the Marantaceae, without doubt following a phenomenon of surevolution according to the sens that GAUSSEN gave to this word. In comparing the caryologic characteristics with the biochemic characteristics studied in the Scitamineae by HEGNAUER, with the palynologic characteristics presented by ERDTMAN, and with the anatomic and morphologic characteristics defined by TOMLINSON, it seems legitimate to admit the existence of the eight families recognized by NAKAI, then by TOMLINSON : Strelitziaceae, Musaceae, and Heliconiaceae, Zingiberaceae and Costaceae, Marantaceae and Cannaceae, thus forming three sub-orders, and Lowiaceae for which there are no caryological finding as of yet. Finally, it was possible to establish an evolutionary diagram very similar to that proposed by TOMLINSON in 1962.

Source : MNHN, Paris

Zusammenfassung

Die Typen der Kernstruktur und die Entwicklungsmethoden der Kernteilung wurden bei vier der funf Familien festgestellt, welche normalerweise unter die Scitamineae eingeordnet sind : Musaceae, Zingiberaceae, Cannaceae, Marantaceae. Man beobachtet fast netzförmige chromozentrische Kerne, welche bei älteren Arten beinahe ein Netz zeigen mehr und mehr nachlässt und bei den mehr entwickelten Arten mit kürzeren Chromosomen schliesslich ganz verschwindet. Unter den vierunddreizig festgesetzten Chromosomenzahlen sind vier und zwanzig neu, sieben bestätigen vorangegangene Resultate, zwei zeigen noch nie angedeute Degrees von Polyploidie, und schliesslich eine, die mit vorangegangenen Zählungen nicht übereinstimmt. Die so erhaltenen Kern- und Chromosomcharaktere verglichen mit denen anderer Karyologisten haben erlaubt die charakteristischen, jeder Art eigenen Basenanzahlen festzustellen und haben dazu geführt die Scitaminaeae als eine natürliche Anordnung zu betrachten, und deren augenblickliche Stellvertreter wahrscheinlich gemeinsame Vorfahren haben, diese hätten eine Grundanzahl von $x = 4$, bei den Marantaceae zu finden, ohne Zweifel in Folge eines Überentwinklungsphenomens, nach der Wortdefinierung von Gaussen. Vergleichen wir die Karyologischen Charaktere mit den biochemischen Charakteren, von Hegnauer für die Scitamineae gezählt, Palynologisch dargestellt von Erdtman, anatomisch und morphologisch festgesetzt von Tomlinson, kann man mit Recht das Vorhandensein von acht Familien anerkennen, von Nakai zuerst und dann von Tomlinson festegestellt : Strelitziaceae, Musaceae und Heliconiaceae, Zingiberaceae und Costaceae, Marantaceae und Cannaceae bilden so drei Unterordnungen, und Lowiaceae, für welche noch keine Karyologischen Angaben existieren. Schliesslich wurde es möglich, ein Entwicklungsschema aufzustellen, welches mit dem von Tomlinson 1962 Vorgeschlagenen sehr zu vergleichen ist.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

1. *Travaux généraux (systématique, morphologie, anatomie, cytologie...) ou se rapportant à l'ensemble des Scitaminées.*

BENTHAM (G.) et HOOKER (J. D.), 1880. — *Genera plantarum*, III.

DANGEARD (P.), 1935. — Sur la structure des noyaux quiescents. *C.R. Acad. Sc., 200*, p. 771.

——, 1938. — Sur la numération des chromocentres dans les noyaux quiescents et interphasiques. *Ibid., 206*, p. 1752-1756.

——, 1946. — Sur les chromocentres rattachés aux nucléoles dans les noyaux euchromocentriques et sur une distinction à faire parmi ces noyaux. *Ibid., 223*, p. 253-254.

DARLINGTON (C. D.) et JANAKI AMMAL (E. K.), 1945. — The chromosome atlas of flowering plants, Allen et Unwin édit., Londres, p. 1-397.

DARLINGTON (C. D.) et WYLIE (A. P.), 1955. — Chromosome atlas of flowering plants. Allen et Unwin édit., Londres, p. 1-519.

DELAY (C.), 1946-1948. — Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. *Rev. Cytol. et Cytophysiol. végét., 9*, p. 169-222 et *10*, p. 103-228.

DEYL (M.), 1955. — The evolution of the Plants and the Taxonomy of the Monocotyledons. *Acta Musei Nat. Pragae, 11*, B, n° 6, p. 1-143.

EICHHORN (A.), 1934. — Types définis et types intermédiaires de la mitose des végétaux. *Cytologia, 5*, p. 253-268.

——, 1935. — Nouvelle contribution à l'étude des végétaux à prochromosomes et à chromocentres. *Rev. Cytol. et Cytophysiol. végét., 1*, p. 150-170.

——, 1949. — Caryologie du *Lupinus Tassilicus*. *Rev. Cytol. et Biol. végét., 11*, p. 333-350.

EMBERGER (L.), 1960. — Les végétaux vasculaires *in* CHADEFAUD (M.) et EMBERGER (L.), Traité de Botanique, II, fasc. 2, Masson et Cie édit., Paris, p. 755-1539.

ERDTMAN (G.), 1966. — Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Hafner Publishing Co. édit., New York-London, p. 1-553.

FAVARGER (C.), 1946. — Recherches cytologiques sur la sous-famille des Silenoïdées. *Bull. Soc. bot. Suisse, 56*, p. 365-446.

FOUËT (M.), 1966. — Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Malpighiacées. *Adansonia, 6*, p. 457-505.

GAUSSEN (H.), 1952. — L'évolution pseudocyclique. *L'Ann. Biol., 23*, p. 207-225.

GORENFLOT (R.), 1958. — La polyploïdie chez les végétaux. *L'Année Biol., 34*, p. 361-394.

HAMEL (J. L.), 1953. — Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Saxifragacées. *Rev. Cytol. et Biol. végét., 14*, p. 113-313.

HEGNAUER (R.), 1963. — Chemotaxonomie der Pflanzen. II : Monocotyledoneae. Birkhaüser Verlag, Basel-Stuttgart, p. 1-540.

HOLZER (K.), 1952. — Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Wurzel. *Oest. bot. Zeit., 99*, p. 118-155.

HUTCHINSON (J.), 1926. — The families of flowering plants. II. Monocotyledons, 1re édit., The MacMillan Cy. édit., Londres, p. 329-572.

——, 1959. — The families of flowering plants. II. Monocotyledons, 2e édit., Oxford University Press édit., Londres, p. 511-792.

LAWRENCE (G. H. M.), 1955. — Taxonomy of vascular plants. The Mac Millan Cy. édit., Londres, p. 1-397.

MELCHIOR (H.), 1964. — ENGLERS's Syllabus der Pflanzenfamilien, II. Angiospermen, 12e édit., Gebrüder Borntraeger édit., Berlin, p. 1-609.

Source : MNHN, Paris

Mousset (B.), 1963. — Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Myrtacées. *Mémoires Muséum*, Paris, nouv. sér., sér. B., *16*, p. 91-129.

Nakai (T.), 1941. — Notulae ad plantas Asiae orientalis. XVI. *Jap. J. Bot.*, *17*, p. 200-203.

Poty (J.) et Hamel (J. L.), 1968. — Contribution à l'étude caryo-taxinomique des Sterculiacées, *Mémoires Muséum*, Paris, nouv. sér. B, *18*, p. 3-35.

Rendle (A. B.). 1930. — The classification of flowering plants. I. Monocotyledons. The University Press édit., Cambridge, p. 1-412.

Sato (D.), 1948. — *Jap. J. Genet, 23*, p. 44 [cité d'après Sato (D)., 1960].

——, 1953. — Karyotype analysis and law of homologous series. *Sci. Pap. Coll. Gen. Ed. Univ. Tokyo, 3*, p. 181-192.

——, 1960. — The karyotype analysis in Zingiberales with special reference to the protokaryotype and stable karyotype. *Ibid., 10*, p. 225-243.

Semmens (C. S.), Bhaduri (P. N.), 1939. — A technic for differential staining of nucleoli and chromosomes. *Stain Techn., 15*, p. 1-15.

Sharma (A. K.), et Bhattacharyya (N. K.), 1959. — Cytology of several members of Zingiberaceae and a study of the inconstaney of their chromosome complements. *La Cellule, 59*, p. 299-346.

Simmonds (N. W.), 1954 *a*. — Chromosome bchaviour in some tropical plants. *Heredity, 8*, p. 139-146.

Takhtajan (A.), 1959. — Die Evolution der Angiospermen. G. Fischer édit., Iena, p. 1-344.

Tischler (G.), 1927. — Die pflanzlichen Chromosomenzahlen. *Tabulae biologicae, 4*, p. 1-83.

——, 1931. — *Id.* (Nachtrag 1). *Ibid, 7*, p. 109-226.

——, 1936. — *Id.* (Nachtrag 2). *Ibid., 11*, p. 281-304 et *12*, p. 57-115.

——, 1938. — *Id.* (Nachtrag 3). *Ibid., 16*, p. 162-207.

Tomlinson (P. B.), 1962. — Phylogeny of the Scitamineae. Morphological and anatomical considerations. *Évolution, 16*, p. 192-213.

Venkatasubban (K. R.), 1946. — A preliminary survey of chromosome numbers in Scitamineae of Bentham and Hooker. *Proc. Indian Acad. Sc.*, sér. B, *23*, p. 281-300.

Wettstein (R. von), 1935. — Handbuch der systematischen Botanik, 4e édit., Fr. Deuticke édit., Leipzig-Wien, p. 1-1152.

2. *Travaux se rapportant aux Musacées (cités dans ce mémoire); [pour une bibliographie plus complète, voir Simmonds (N. W.)*, 1962].

Agharkar (S. P.), Badhuri (P. N.), 1935. — Variation of chromosome numbers in Musaceae. *Cur. Sc., 3*, p. 615-617.

Angremond (A. d'), 1914. — Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen. *Flora, 107*, p. 57-110.

Baker (J. G.), 1893. — A synopsis of the genera and species of Musaceae. *Ann. Bot., 7*, p. 189-229.

Baker (J. G.), Simmonds (N. W.), 1953. — The genus *Ensete* in Africa. *Kew Bull., 8*, p. 405-416.

Chakravorti (A. K.), 1960. — Idiogram studies with special reference to chromosome nucleolus relationships and its bearing on the cytogenetics of *Heliconia. Nucleus* (India), *3*, p. 225-250.

Cheema (G. S.) et Bhat (S. S.), 1936. — Banana breeding at the Imperial college of tropical Agriculture Trinidad. *Indian J. Agricult. Soc., 6*, p. 484-501.

Cheesmann (E. E.), 1945. — *In* Darlington (C. D.), Janaki Ammal (E. K.), 1945.

——, 1947*a*. — Classification of the bananas. I. The genus *Ensete* Horan. *Kew bull.*, p. 97-105.

——, 1947*b*. — *Id.*, II. The genus *Musa* L. *Ibid.*, p. 106-117.

——, 1948. — *Id.* III. Critical note on species. *Ibid.*, p. 11-28 et p. 145-157.

Cheesmann (E. E.), Dodds (K. S.), 1942. — Genetical and cytological studies of *Musa*. IV. Certain triploid clones. *J. Genet., 43*, p. 162-177.

Source : MNHN, Paris

CHEESMANN (E. E.), LARTER (L. N. H.), 1935. — Chromosome numbers in the Musaceae. *Ibid.*, *30*, p. 31-52.

DODDS (K. S.), 1943. — Genetical and cytological studies of Musa. V. Certain edible diploids. *J. Genet*, *45*, p. 113-138.

——, 1945. — *In* DARLINGTON (C. D.), JANAKI AMMAL (E. K.), 1945.

DOILAT (E.), 1946. — Structure nucléaire du *Strelitzia reginae* Ait. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, *223*, p. 1168-1170.

EICHHORN (A.), FRANQUET (R.), 1934. — Sur le noyau du *Musa Ensete* et sa division. *C.R. Soc. Biol.*, Paris, *117*, p. 1-653.

JANAKI AMMAL (E. K.), 1945. — In DARLINGTON (C. D.), JANAKI AMMAL (E. K.), 1945.

KOECHLIN (J.), 1965. — Musacées, *in* A. AUBREVILLE : Flore du Cameroun, *4*, p. 9-15.

KOUPRIIANOVA (L. A.), 1955. — Données palynologiques sur la systématique des Bananiers. *C. R. Acad. Sc. U.R.S.S.*, *101*, p. 1131-1133.

LANE (I. E.), 1935. — Genera and generic relationships in Musaceae. *Mitt. Bot. Staatssamnl. München*, *13*, p. 114-131.

NAKAI (T.), 1941. — Notulae ad plantas Asiae orientalis. XVI. *J. Jap. Bot.*, *17*, p. 200-203.

——, 1948 *a*. — *Heliconiopsis Miquel. Bull. Tokyo Sc. Mus.*, *22*, p. 21-22.

——, 1948 *b*. — A new attempt of the classification of Strelitziaceae Hutchinson with the description of new genus *Musidendron* proposed for *Urania amazonica*. *Ibid.*, *22*, p. 22-24.

PANCHO (J. V.), CAPINPIN (J. M.), 1959. — Cytotaxinomic study of the fiber-producing *Musa* in Philippines. I. Chromosome numbers in the section *Australimusa*. *The Philipp. Agric.*, *43*, p. 397-407.

RIDLEY (H. N.), 1926. — *Musa sumatrana in* the flora of the Mentawi Islands. *Kew Bull.*, p. 90.

SCHUMANN (K.), 1900. — Musaceae *in* ENGLER (A.) : das Pflanzenreich, IV, *45* p. 1-45.

SHEPHERD (K.), 1959. — Two new basic chromosome numbers in the Musaceae. *Nature*, *183*, p. 1539.

SIMMONDS (N. W.), 1953. — Classification of hanans. A correction. *Kew Bull.*, *8*, p. 574.

——, 1954 *b*. — Isolation in *Musa*, sections *Eumusa* and *Rhodochlamys*. *Evolution*, *8*, p. 65-74.

——, 1960. — Notes on banana taxonomy. *Kew Bull.*, *14*, p. 198-212.

——, 1962. — The evolution of the bananas. Longmans Green édit., Londres, p. 1-170.

——, 1966. — Bananas, 2nd edition, Longmans Green édit., Londres, p. 1-512.

SIMMONDS (N. W.), DODDS (K. S.), 1947. — Persistence of a nucleolar remnant during meiosis in a diploid banana. *Ann. Bot., London*, nouv. sér., *11*, p. 370-374.

——, 1949. — Meiosis in seeded diploids of Musa. *J. Genet.*, *49*, p. 221-225.

SIMMONDS (N. W.), SHEPHERD (K.), 1955. — The taxonomy and origins of the cultivated bananas. *J. Linn. Soc., London*, Bot., *55*, p. 302-312.

THOMAS (P. T.), 1945. — *In* DARLINGTON (C. D.), JANAKI AMMAL (E. K.), 1945.

TISCHLER (G.), 1910. — Untersuchungen ueber die Entwicklung des Bananenpollens. *Arch. f. Zellf.*, *5*, p. 622-670.

TOMLINSON (P. B.), 1959. — An anatomical approach to the classification of Musaceae *J. Linn. Soc., London*, Bot., *55*, p. 779-809.

——, 1960. — The anatomy of *Phenakospermum*. *J. Arnold Arbor.*, *41*, p. 287-297.

VALMAYOR (R. V.), MENDOZA (E. M.), MILLARE (V. E.), 1956. — A cytological study of Abaca and its relatives. — *The Philipp. Agric.*, *40*, p. 269-276.

WHITE (P. R.), 1928. — Studies on Bananas. An investigation of the floral morphology and cytology of certain types of the genus *Musa*. *Zeits. f. Zellf.*, *7*, p. 673-733.

WILSON (G. B.), 1946 *a*. — Cytological studies of *Musa*. I. Meiosis in triploid clones. *Genetics*, *31*, p. 241-258.

——, 1946 *b*. *Id.* II. Meiosis in some diploid clones. *Ibid.*, *31*, p. 475-482.

Source : MNHN, Paris

3. *Travaux se rapportant aux Zingibéracées.*

Banerji (J.), 1940. — *J. Indian Bot. Soc.* [cité d'après Sharma (A. K.) et Bhattacharyya (N. K.), 1959].

Boehm (K.), 1931. — Embryologische Untersuchungen an Zingiberaceen. *Planta 14*, p. 411-440.

Chakravorti (A. K.), 1948. — *Sci. and Cult., 14*, p. 137 [cité d'après Darlington (C. D.) et Wylie (A. P.), 1955].

——, 1952. — Proc. 39th Indian Sci. Congr., *3*, p. 30.

Gregory (P. J.), 1936. — The floral morphology and cytology of *Elettaria cardamomum* Maton. *J. Linn. Soc., London*, Bot., *40*, p. 363-391.

Holttum (R. E.), 1950. — The Zingiberaceae of the Malay Peninsula. *Gardens's Bull., 13*, p. 1-249.

Janaki Ammal (E. K.), 1945. — *In* Darlington (C. D.), Janaki Ammal (E. K.), 1945.

Malik (C. P.), 1961. — Chromosome numbers in some Indian angiosperms Monocotyledons. *Sci. and Cult., 27*, p. 197-198.

Morinaga (T.), Fukushima (E.), Kano (T.), Maryyma (Y.), Yamasaki (Y.), 1929. — Chromosome numbers of cultivated plants. II. *Bot. Mag. Tokyo, 43*, p. 589-594.

Raghavan (R. S.), Arora (C. M.), 1958. — Chromosome numbers in Indian medicinal plants. II. *Proceed. Indian Acad. Sc.*, sér. B., *47*, p. 352-358.

Raghavan (T. S.), Venkatasubban (K. R.), 1943. — Cytological studies in the family Zingiberaceae with special reference to chromosome numbers and cyto-taxinomy. *Ibid.*, ser. B., *17*, p. 119.

Ramchandran (K.), 1961. — Chromosome numbers in the genus *Curcuma* Linn. *Curr. Sc., 30*, p. 193-196.

Schumann (K.), 1904. — Zingiberaceae in Engler (A.) : das Pflanzenreich, IV, *46*, p. 1-458.

Sugiura (T.), 1928. — Chromosome numbers in some higher plants. I. *Bot. Mag. Tokyo, 42*, p. 553-556.

——, 1931. — A list of chromosome numbers in angiospermous plants. *Ibid., 45*, p. 353-355.

——, 1936. — Studies on the chromosome numbers in higher plants with special reference to cytokinesis. I. *Cytologia, 7*, 544-595.

Takahashi (K.), 1931. — *In* Darlington (C. D.), Janaki Ammal (E. K.), 1945.

Tomlinson (P. B.), 1956. — Studies in the systematic anatomy of Zingiberaceae. *J. Linn. Soc. London*, Bot., *55*, p. 547-592.

4. *Travaux se rapportant aux Cannacées.*

Belling (J.), 1921. — The behaviour of homologous chromosomes in a triploid *Canna*. *Proceed. Nat. Acad. Sc. Washington, 7*, p. 197-201.

——, 1925. — Chromosomes of *Canna* and *Hemerocallis*. *J. Heredity, 16*, p. 465-466.

——, 1927. — *In litt.*, d'après Tischler (G.), 1931.

Gredoire (V.), 1912. — Les phénomènes de la métaphase et de l'anaphase dans la caryocinèse somatique à propos d'une interprétation nouvelle. *Ann. Soc. Sc., Bruxelles, 36*, p. 339-370.

Heitz (E.), 1927. — *In* Tischler (G.), 1927.

Honing (J. A.), 1923. — Canna crosses. I. *Mededeel. v. den Landbouwhogeschool, Wageningen, 26*, p. 1-56.

——, 1928. — *Ibid., 32*, p. 1 [cité d'après Darlington (C. D.) et Janaki Ammal (E. R.), 1945].

Kracauer (P.), 1930. — Die Haploidgeneration von *Canna indica* L. *Dissert. Berlin*, p. 1-40.

Krantzling (F.), 9112. — *Cannaceae in* Engler (A.) : das Pflanzenreich, IV, *47*, p. 1-77.

Koernicke (M.), 1904. — Der heutige Stand der pflanzlischen Zellforschung. *Ber. deutsch. botan. Gesell.* Generalversammlung, *21*, p. 66-134.

Source : MNHN, Paris

KUWADA (Y.), 1918. — *In* TISCHLER (G.), 1921-1922 : Allgemeine Pflanzenkaryologie. *In* LINSBAUER (K.) : Handbuch der Pflanzenatanomie, Borntgräer édit. Berlin.

OFFERIJNS (K. J. M.), 1935. — Dissertat., Utrecht. [cité d'après TISCHLER (G.), 1938].

——, 1938. — Meiosis in the pollen mother celles of *Canna glauca* « pure yellow », *Genetica, 20,* p. 59-65.

OOMEN (H. C. J.), 1948. — Polyploidy in *Canna.* Thèse gravenhague Martinus Nyhoff, p. 1-54.

SCHAEDE (R.), 1928. — Ueber das Verhalten des Nucleolus während der Kernteilung. *Protoplasma, 5,* p. 41-54.

TOKUGAWA (Y.), KUWADA (Y.), 1924. — Cytological studies on some garden varieties of *Canna. Jap. J. Bot., 2,* p. 157-173.

TOMLINSON (P. B.), 1960. — The anatomy of *Canna. J. Linn. Soc., London, 56,* p. 467-473.

WIEGAND (K. M.), 1900. — Development embryosac in some monocotyledonous plants. *Bot. Gaz., 30,* p. 25-47.

WINKLER (H.), 1930. — *Cannaceae* in ENGLER (A.), PRANTL (K.) : die natürlichen Pflanzenfamilien, 2e édit., *15* a, p. 640-654.

5. *Travaux se rapportant aux Marantacées.*

BOENICKE (L. von), 1911. — Zur Kenntnis der Prophasen der heterotypishen Teilung einiger Pollenmutterzellen. *Ber. Deut. bot. gesel., 29,* p. 59-65.

GADELLA (T. W. J.), KLIPHUIS (E.), 1964. — Chromosome numbers of some flowering plants collected in Surrinam. *Act. bot. Neerl., 13,* p. 432-433.

JANAKI AMMAL (E. K.), 1944. — *In* DARLINGTON (C. D.), JANAKI AMMAL (E. K.), 1945.

LOESENER (T.), 1930. — *Marantaceae,* in ENGLER (A.), PRANTL (K.) : die natürlichen Pflanzenfamilien, 2e édit., *15* a, p. 654-693.

MANGENOT (S.), MANGENOT (G.), 1957. — Nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique occidentale. *Bull. Jard. Bot. Bruxelles, 27,* p. 639-654.

——, 1958. — Deuxième liste de nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique occidentale. *Ibid., 28,* p. 315-329.

MIEGE (J.), 1960. — Troisième liste de nombres chromosomiques d'espèces d'Afrique occidentale. *Ann. Fac. Sc. Univ. Dakar, 5,* p. 75-86.

SCHUMANN (K.), 1902. — Marantaceae *in* ENGLER (A.) : das Pflanzenreich, IV, *48,* p. 1-184.

SHARMA (A. K.), BHATTACHARYYA (N. K.), 1958. — Inconstancy in chromosome complements in species of *Maranta* and *Calathea. Proceed. Nat. Inst. Sci. India,* ser. B, *24,* p. 101-117.

SUESSENGUTH (K.), 1920. — Beitrage zur Fragc des systematischen Anschlusses der Monokotylen. *Beih. Bot. Zbl., 38,* Abt. 2, p. 1-79.

——, 1931. — Bemerkungen zur meiotischen and somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen. *Flora, 114,* p. 313-328.

TOMLINSON (P. B.), 1961. — Morphological and anatomical characteristics of the Marantaceae. *J. Linn. Soc., London,* Bot., *58,* p. 55-78.

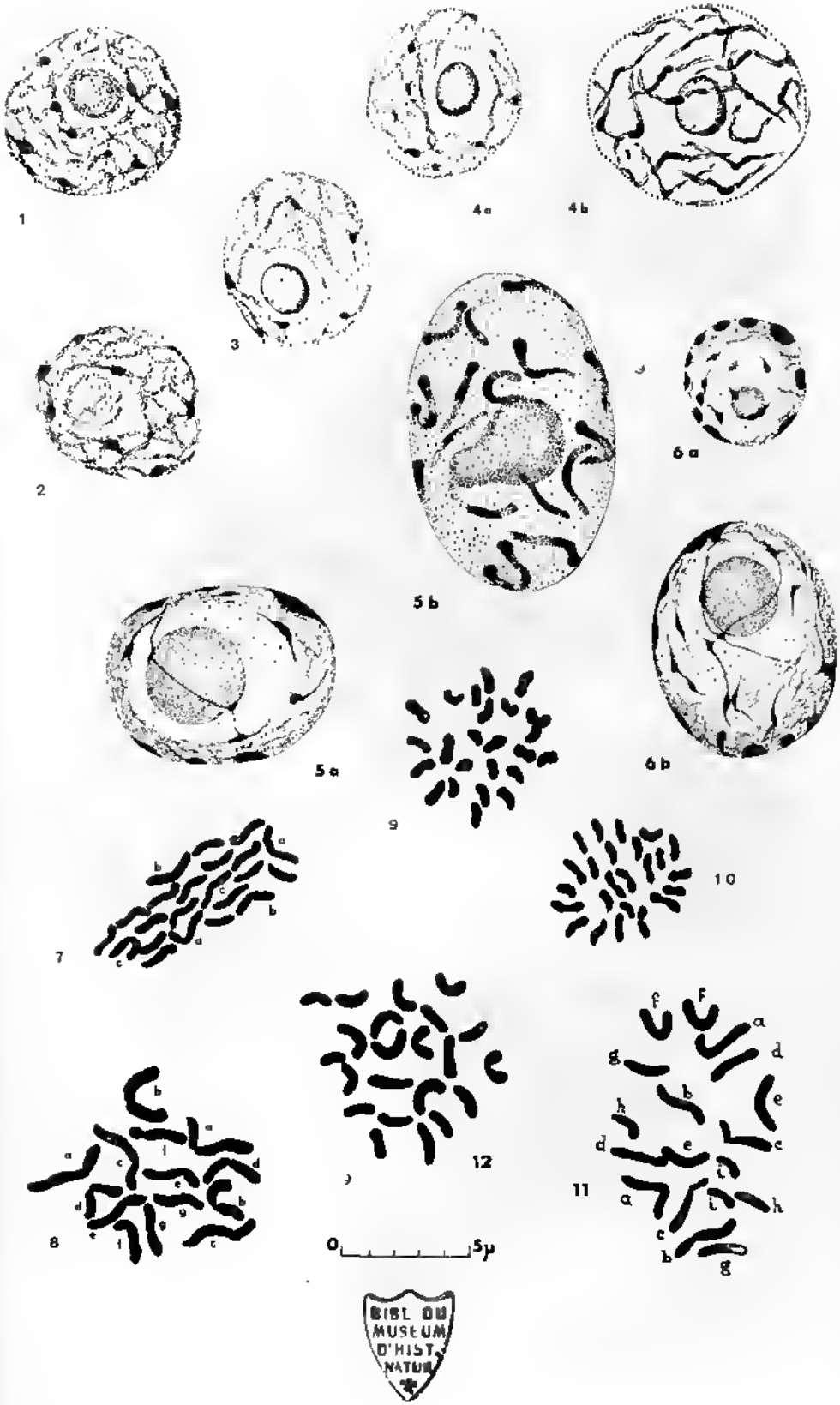
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX. — Musacées

Strelitzia reginae : 1. Noyau interphasique, 8. Plaque équatoriale; *Ravenala madagascariensis* : 2. Noyau interphasique, 7. Plaque équatoriale; *Heliconia nutans* : 3. Noyau interphasique, 10. Plaque équatoriale; *Heliconia humilis* : 4 *a*. Noyau interphasique, 4*b*. Prophase moyenne, 9. Plaque équatoriale; *Eusete gilletii* : 5*a*. Noyau interphasique, 5*b*. Prophase, 11. Plaque équatoriale; *Musa sumatrana* : 6*a*. Noyau quiescent, 6*b*. Noyau interphasique, sique, 12. Plaque équatoriale.

Source : MNHN, Paris



BIBL DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE X. — Zingibéracées

Plaques équatoriales : 1. *Hedychium maximum* ; 2. *Kaempferia involucrata* ; 3. *Roscoea purpura* ; 4. *Zingiber officinale* ; 5. *Aframomum granum paradisi* ; 6. *Elettaria cardamomum* ; 7. *Burdidgea schizocheila* ; 8. *Alpinia coerulea* ; 9. *Costus Lucanusianus*.

Source : MNHN, Paris

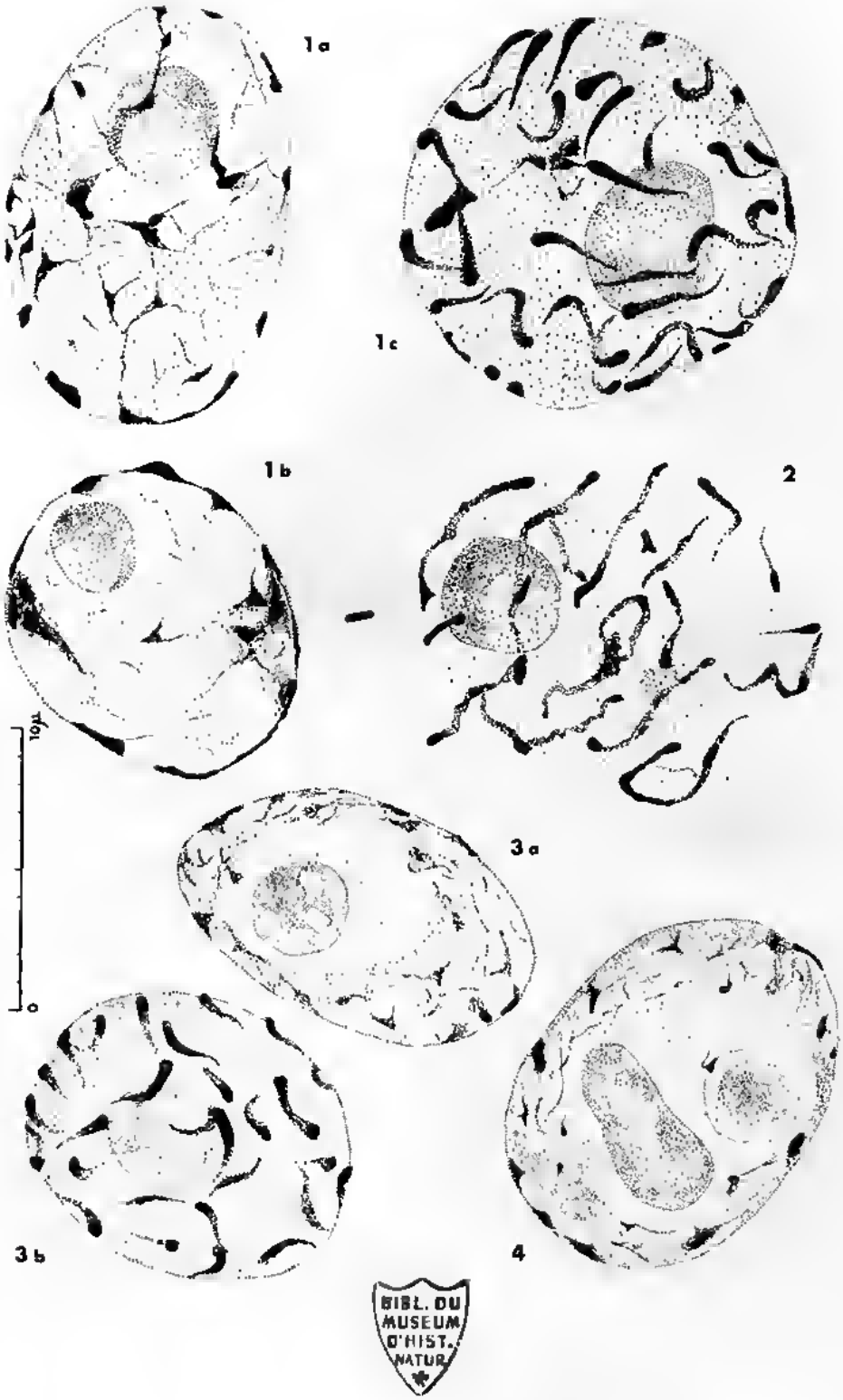
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XI. — Zingibéracées

Aframomum granum paradisi : 1*a*. Noyau interphasique, 1*b*. Noyau quiescent, 1*c*. Prophase avancée; *Roscoea purpurea* : 2. Fin de prophase; *Alpinia coerulea* : 3*a*. Noyau interphasique, 3*b*. Prophase; *Hedychium maximum* : 4. Noyau interphasique-fusion de deux nucléoles.

Source : MNHN, Paris



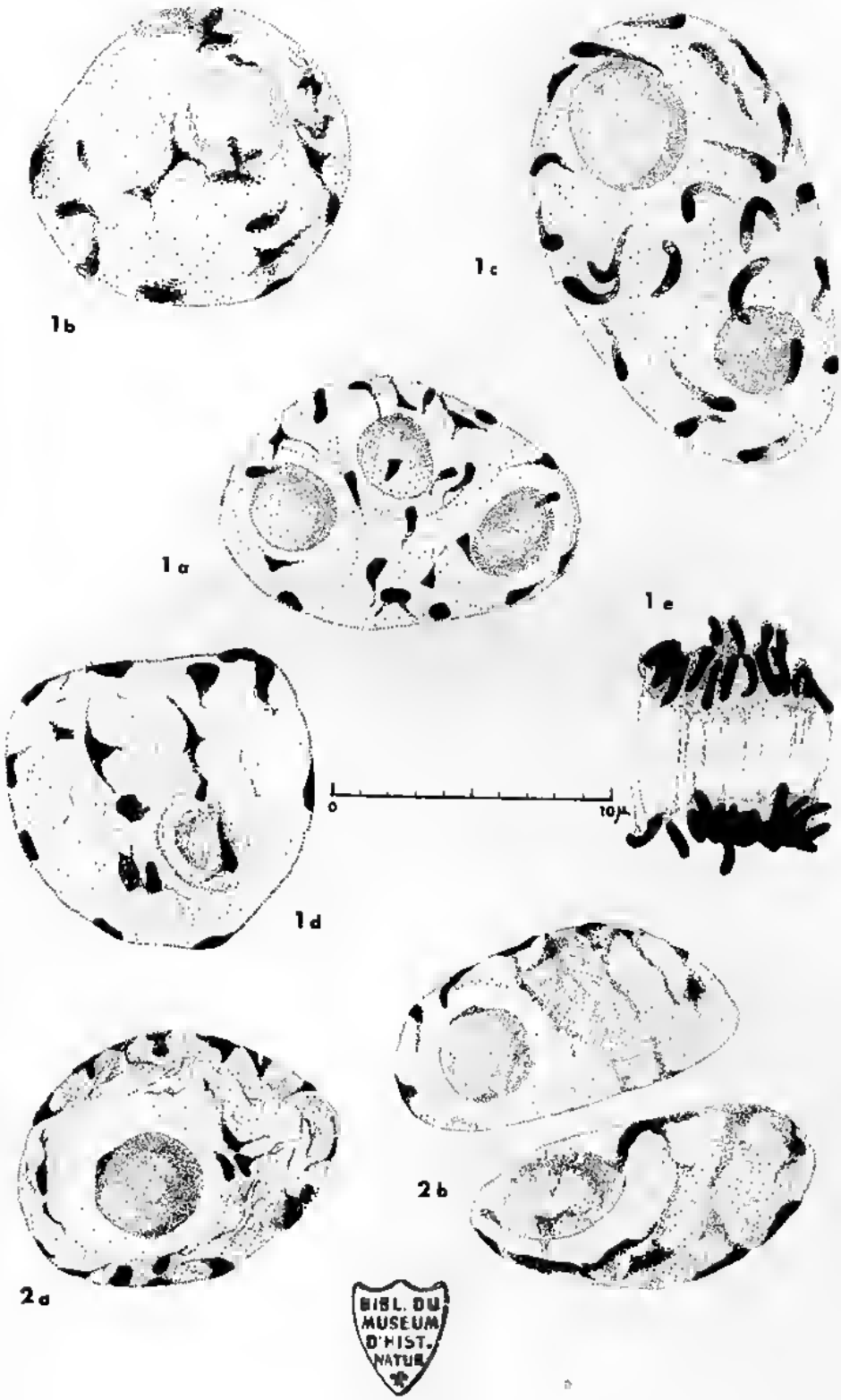
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XII. — Zingibéracées

Costus Lucanusianus : 1*a*. Noyau interphasique, 1*b*. Début de prophase, 1*c*. Fin de prophase, 1*d*. Noyau quiescent, 1*e*. Anaphase; *Kaempferia involucrata* : 2*a*. Noyau interphasique, 2*b*. Noyaux télophasiques.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIII. — Zingibéracées, Cannacées, Marantacées

Globba Winnitei : 1. Plaque équatoriale; *Globba Schomburkii* : 2. Plaqueé quatoriale; *Canna hortensis* cultivar. Boucharlat : 3. Plaque équatoriale, 5. Noyau interphasique; *Canna indica* ; 4. Plaque équatoriale; *Phrynium capitatum* : 6. Plaque équatoriale; *Ctenanthe Lubersiana* : 7. Plaque équatoriale; *Ischnosiphon bambusacens* : 8. Plaque équatoriale.

Source : MNHN, Paris

1

2

0 5 µ

3

4

5

6

7

8

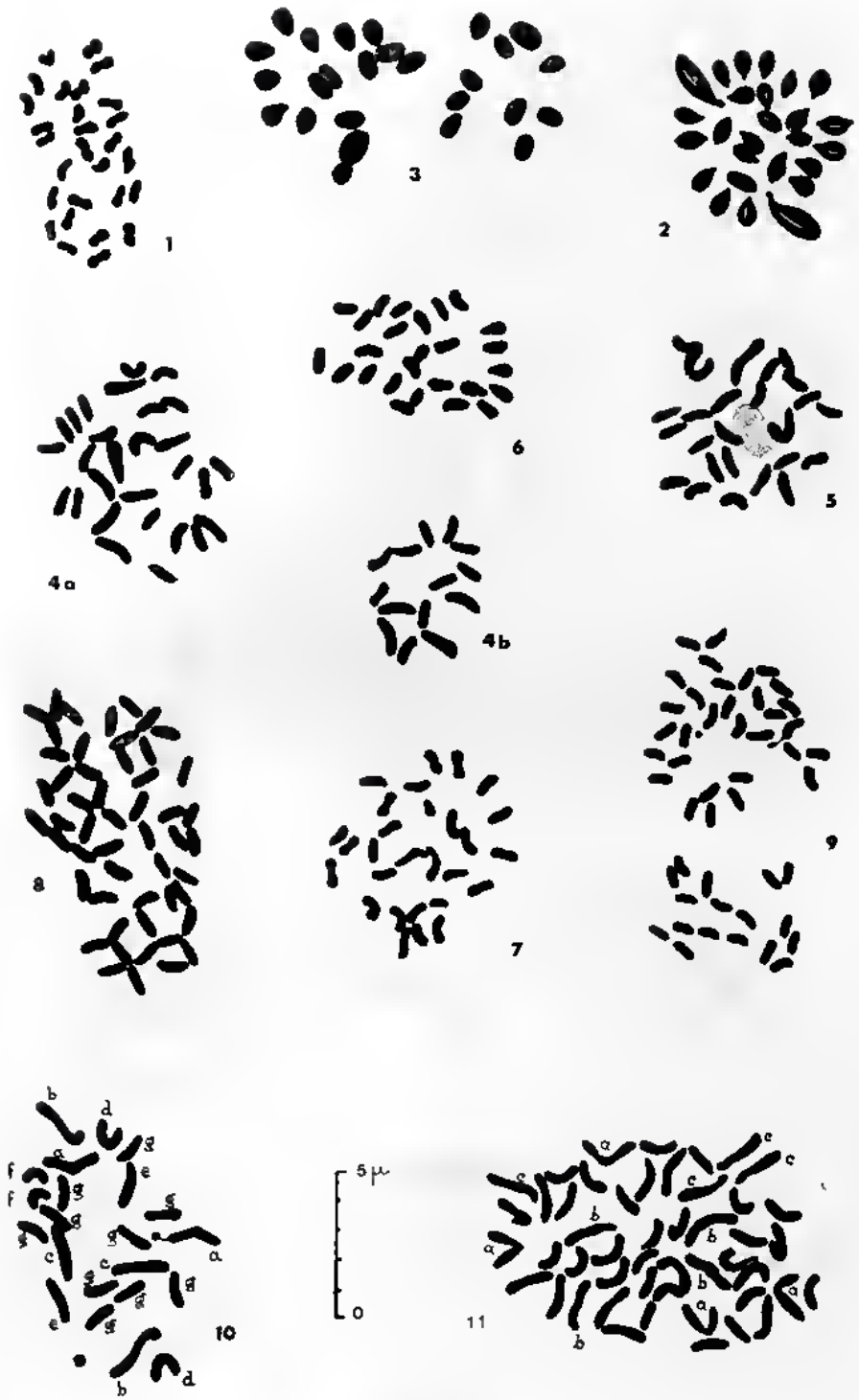
BIBL. DU MUSEUM D HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIV. — Marantacées

Plaques équatoriales : 1. *Marantochloa cuspidata*; 2. *Calathea virginalis*; 3. *Calathea Lindeniana*; 4*a*. Plaque montrant 28 chromosomes; 4*b*. Plaque n'en montrant que 14 chez le *Calathea ornata*; 5. *Calathea Bachemiana*; 6. *Calathea Makoyana*; 7. *Calathea musaica*; 8. *Maranta leucaneura* var. *massangeana*; 9. *Maranta depressa*; 10. *Stromanthe Porteana*; 11. *Stromanthe amabilis*.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

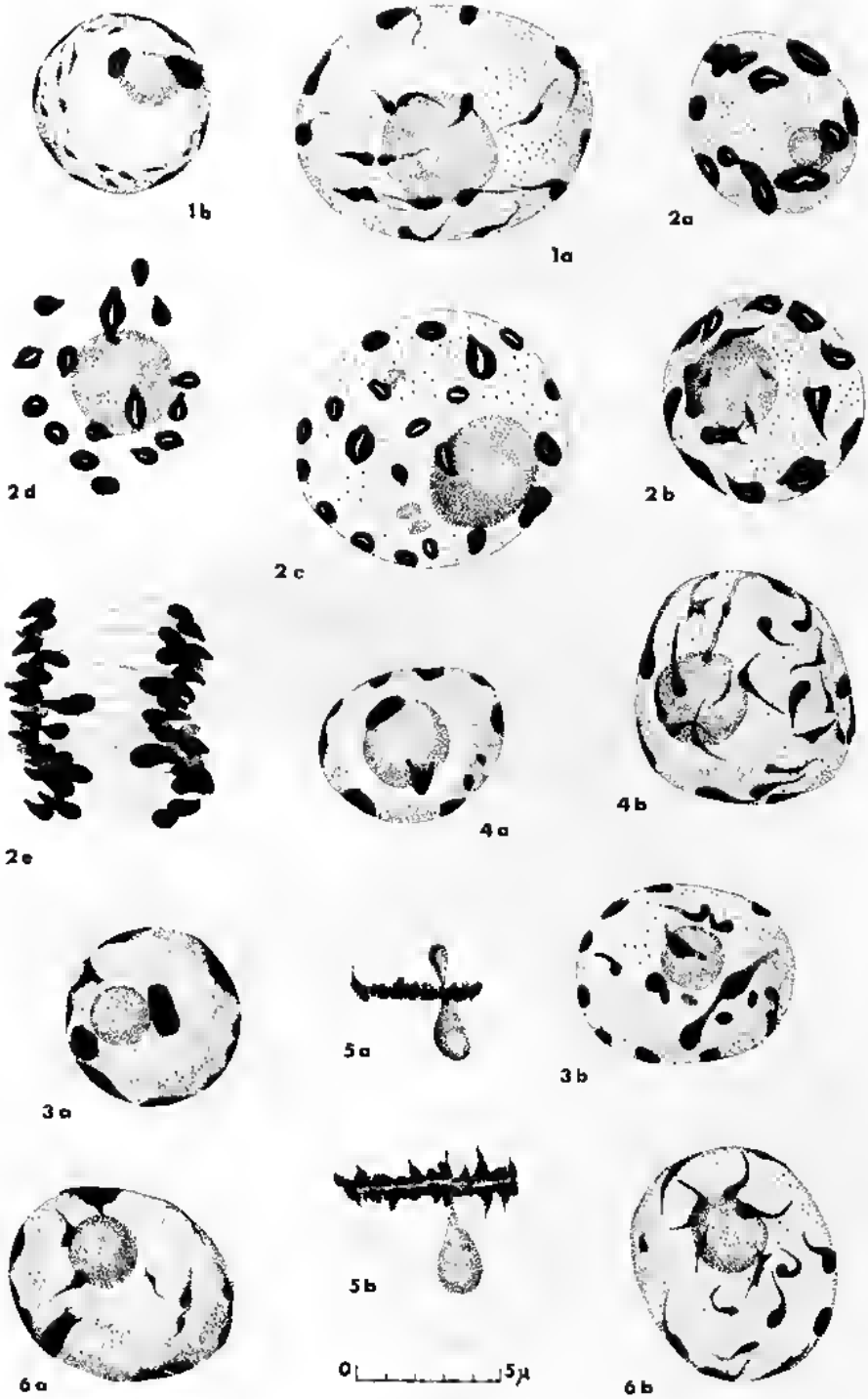
12.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XV. — Marantacées

Marantochloa cuspidata : 1*a*. Prophase, 1*b*. Noyau interphasique; *Calathea virginalis* : 2*a*. Noyau interphasique, 2*b*. Début de prophase, 2*c*. Prophase, 2*d*. Fin de prophase, 2*e*. Anaphase; *Calathea Lindeniana* : 3*a*. Noyau interphasique, 3*b*. Début de prophase; *Calathea ornata* : 4*a*. Noyau interphasique, 4*b*. Prophase : *Calathea Bachemiana* : 5*a*. plaque équatoriale (vue latérale), 5*b*. Début d'anaphase; *Calathea Makoyana* : 6 *a*. noyau interphasique, 6*b*. Prophase.

Source : MNHN, Paris



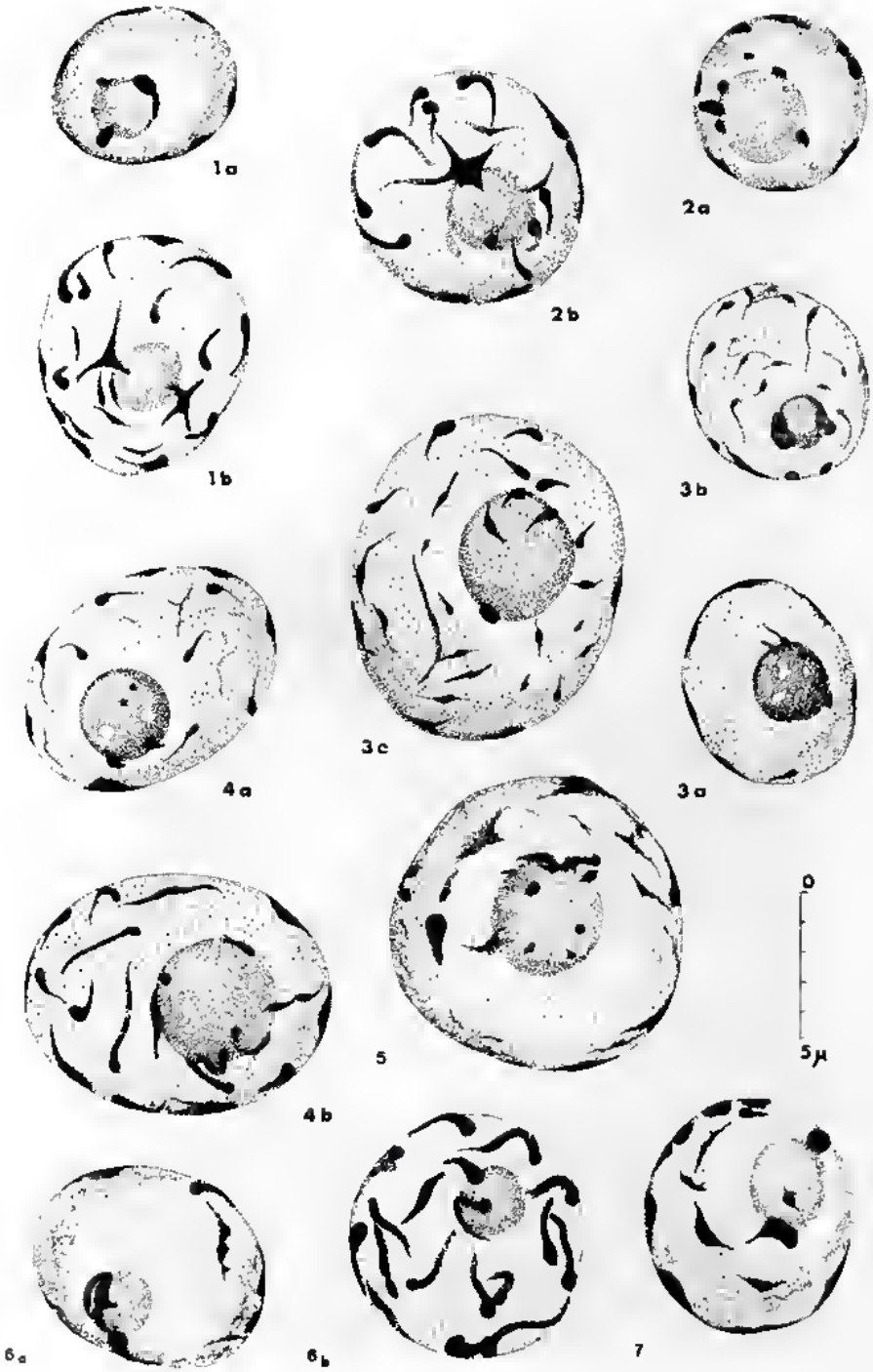
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XVI. – Marantacées

Calathea undulata : 1*a*. Noyau interphasique, 1*b*. Prophase; *Calathea musaica* : 2*a*. noyau interphasique, 2*b*. Prophase; *Maranta leuconeura var. Massangeana* : 3*a*. Noyau interphasique, 3*b*. Noyau quiescent, 3*c*. Début de prophase; *Stromanthe Porteana* : 4 *a*. Noyau interphasique, 4*b*. Prophase; *Phrynium capitatum* : 5. noyau interphasique; *Ctenanthe Lubbersiana*; 6*a*. Noyau interphasique, 6*b*. Prophase, *Ischnosiphon bambusaceus*; 7. Noyau interphasique.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

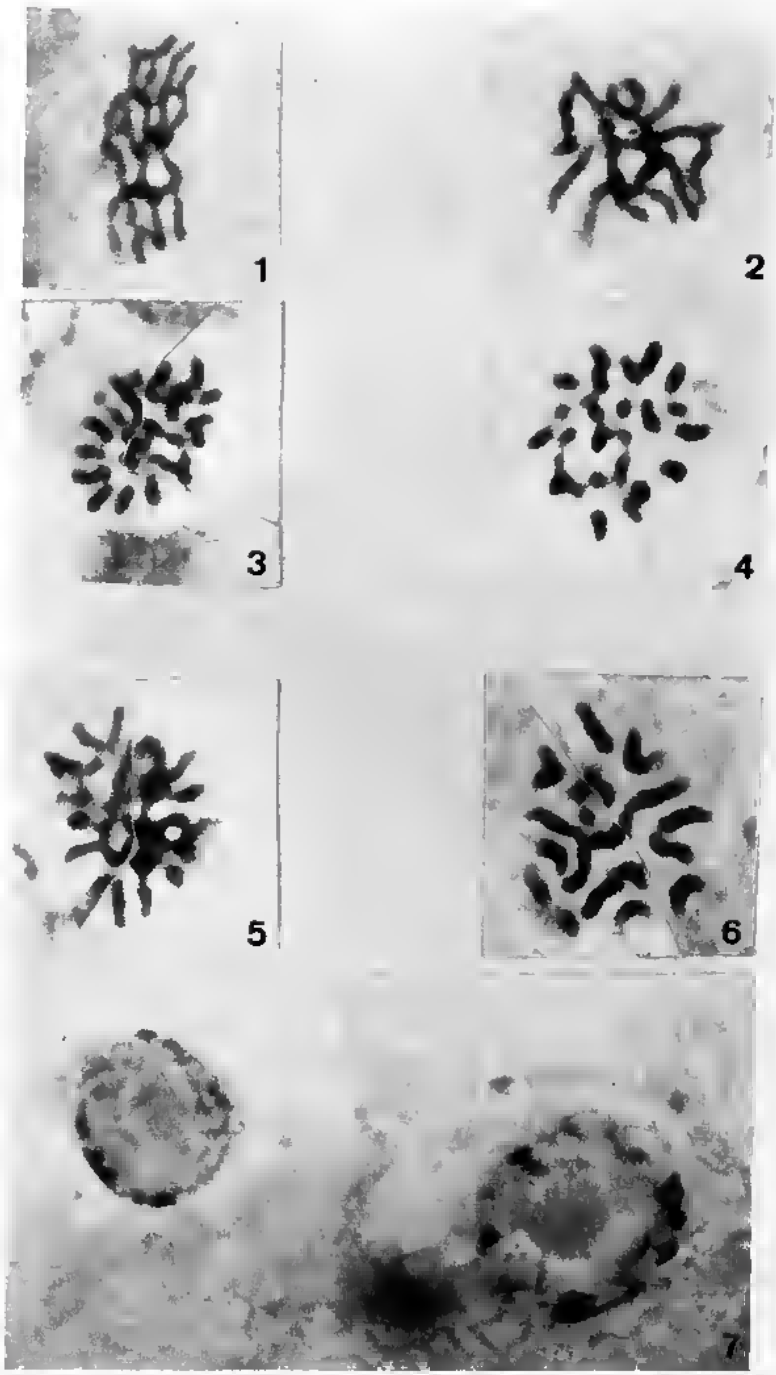
PLANCHE XVII. — Photographies

Musacées. — *Ravenala madagascariensis* : 1. Plaque équatoriale; *Strelitzia reginae* : 2. Plaque équatoriale; *Heliconia nutans* : 3. Plaque équatoriale; *Heliconia humilis* : 4. Plaque équatoriale.

Cannacées. — *Canna indica* : 5. Plaque équatoriale; *Canna* × *hortensis* : 6. Plaque équatoriale, 7. Noyau interphasique et prophase moyenne.

Les photographies 3, 5 et 6 sont composées à partir de deux photographies de la même plaque.

Source : MNHN, Paris



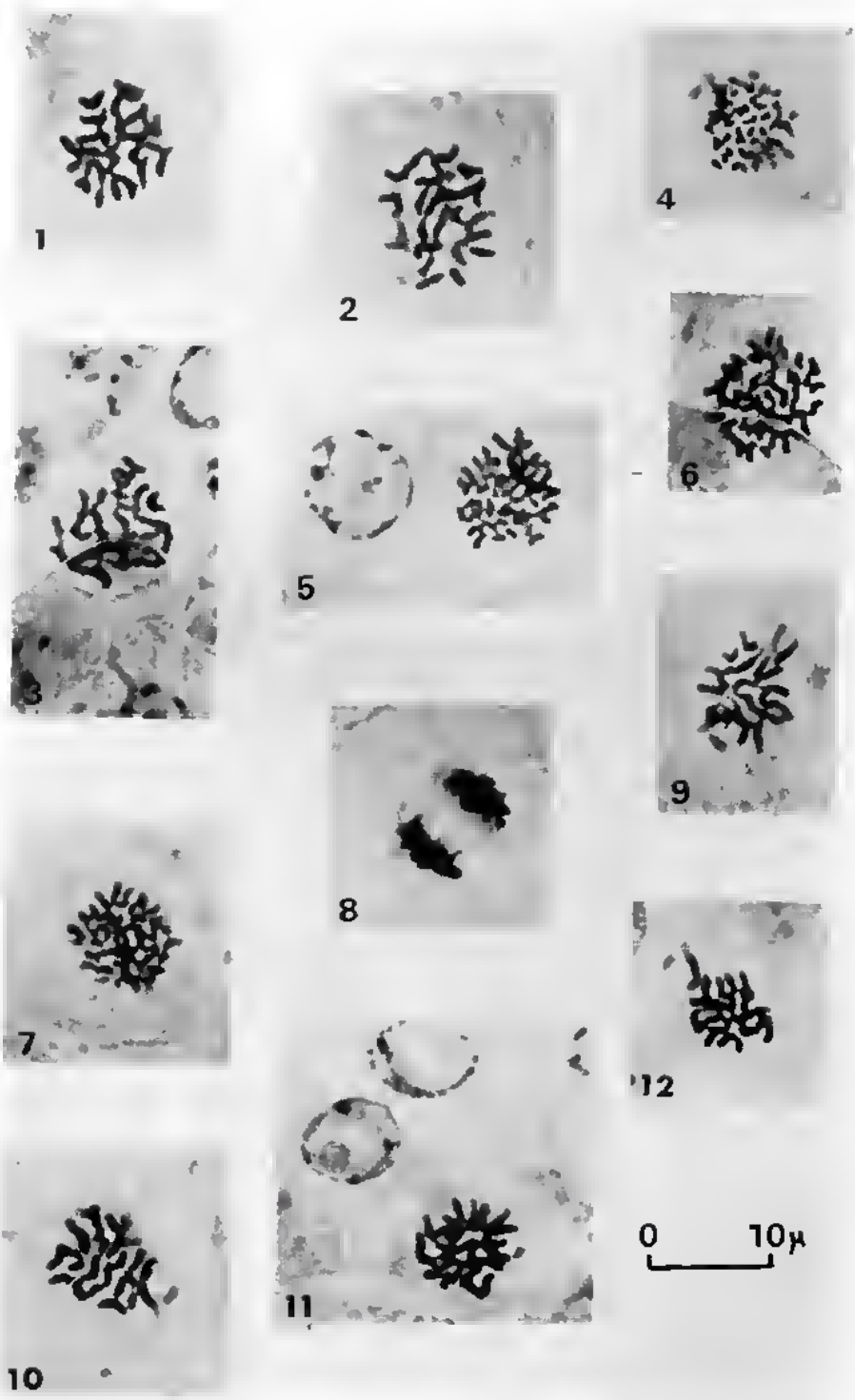
Source : MNHN, Paris

PLANCHE XVIII. — Photographies

Zingiberacées. — *Costus Lucanusianus* : 1, 2 et 3. Plaques équatoriales; *Alpinia coerulea* : 4. Plaque équatoriale; *Aframomum granum paradisi* : 5. Noyau interphasique et plaque équatoriale, 6 et 7. Plaques équatoriales, 8. Fin d'anaphase; *Kaempferia involucrata* : 9. Plaque équatoriale; *Roscoea purpurea* : 10. Noyau interphasique et plaque équatoriale, 11 et 12. Plaques équatoriales.

Les photographies 3 et 6 sont composées à partir de deux photographies de la même plaque.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

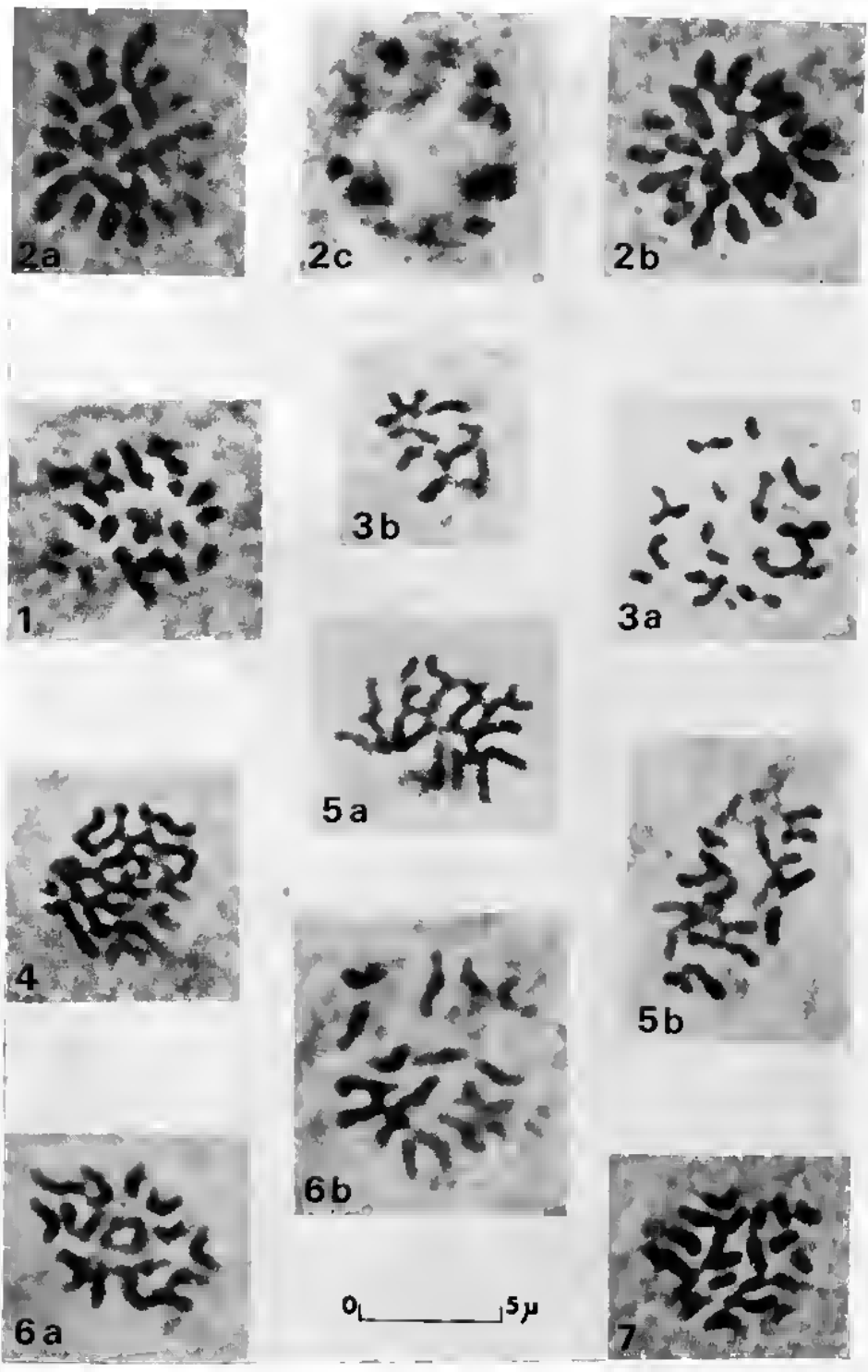
Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIX. — Photographies

Marantacées. — *Maranthochloa cuspidata* : 1, plaque équatoriale; *Calathea virginalis* : 2*a* et 2*b*, plaques équatoriales, 2*c*, noyau interphasique; *Calathea ornata* : 3*a*, plaque équatoriale à 28 chromosomes, 3*b*, plaque équatoriale à 14 chromosomes; *Maranta depressa* : 4, plaque équatoriale; *Stromanthe Porteana* : 5*a*, plaque équatoriale, 5*b*, plaque équatoriale partielle (2 chromosomes sont dans un autre plan) sur laquelle on peut voir (à gauche) l'un des chromosomes *a* avec son satellite.

Musacées. — *Ensete Gilletii* : 6*a* et 6*b*. Plaques équatoriales; *Musa sumatrana* : 7. Plaque équatoriale.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CARYOLOGIE DES COMMÉLINACÉES

III. LE GENRE *TRIPOGANDRA* Raf.

(avec les planches XX à XXIV)

par

Cl. LE COQ et Cl. GUERVIN

Parmi nos travaux caryologiques consacrés à la famille des Commélinacées, la la tribu des Callisiées n'a été envisagée qu'à travers le genre *Callisia* (GUERVIN et LE COQ, 1965, 1966*b*); afin d'apporter quelques éléments nouveaux à la connaissance de cette tribu, nous nous proposons, dans cette note, d'examiner cinq espèces du genre *Tripogandra* dont quelques représentants sont cultivés dans les serres du Jardin des Plantes de Paris :

1. *Tripogandra amplexicaulis* (Klotzch ex. C. B. Clarke) R. E. WOODSON;
2. *Tripogandra cumanensis* (Kunth) R. E. WOODSON;
3*a*. *Tripogandra disgrega* (Kunth) R. E. WOODSON;
3*b*. *Tripogandra disgrega* (Kunth) R. E. WOODSON var. *pubescens* (1);
4. *Tripogandra pflanzii* (Bruckn.) ROHW;
5. *Tripogandra warscewicziana* (Kunth et Bouché) R. E. WOODSON.

Rappelons que la tribu des Callisiées réunit, d'après PICHON (1946), les genres *Tripogandra* Raf., *Dilasia* Raf., *Palisota* Reichb. et *Callisia* L.

Le *Tripogandra* fut élevé au rang de genre réel par WOODSON (1942) qui le cite en synonymie de *Hemenima* Raf., *Descantaria* Schlecht., *Disgrega* Hassk., *Leptorhoeo* C.B. Clarke, *Cuthbertia* Small, *Donnellia* C .B. Clarke et *Neodonnellia* Rose. Si l'on se réfère aux *Index Kewensis*, ce genre compte actuellement 19 espèces qui se trouvent en équivalence de *Tradescantia* dans seize cas, d'*Aneilema* dans un cas, de *Callisia* dans un autre, de *Descantaria* dans un autre enfin. Il est indispensable de tenir compte de ces changements de terminologie dans l'analyse de certains documents relatifs à la famille des Commélinacées et en particulier au genre *Tradescantia*, ce qui nous conduit à résumer les travaux caryologiques antérieurs dans le tableau 1 suivant (2).

De l'analyse de ces résultats qui se rapportent à des études de méiose ou de mitose, il apparaît que toutes ces espèces s'inscrivent dans deux séries différentes, l'une de base $x = 6$, l'autre de base $x = 8$. Dans la première, figurent le *T. graminea* et le *T. rosea*, dans la seconde, les *T. amplexicaulis*, *T. disgrega*, *T. pflanzii* à l'état diploïde,

(1) Cette variété sans nom d'auteur nous a été fournie, sous forme de graines, par le Jardin Botanique de Copenhague.

(2) Signalons les résultats récents (1967) rapportés par LEWIS (X. H.), SUDA (Y.) et OLIVER (R. L.) : *Tripogandra cumanensis* (Kunth) Woodson, $2n = 39$; *T. elongata* (G. F. W. Meyer) Woodson, $n = 24$, $2n = 48$; *T. planzii* (Bruchn.) Rohw., $n = 8$, $2n = 16$; *T. warscewicziana* (Kunth et Bouché) Woodson $n = 8$.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 1

Historique des travaux caryologiques

Nom d'espèce actuel	Nom d'espèce donné par l'auteur	Nombres chromosomiques		Auteurs
		n	2*n*	
Tripogandra amplexicaulis (Klotzch *ex* C. B. Clarke) R. E. Woodson.	*Tradescantia amplexicaulis* (1)	8	–	Matsuura et Suto (1935).
	Tripogandra amplexicaulis Wood.	8	–	Celarier (1955).
		–	16	Mitsukuri et Kobayashi (1962) (2).
Tripogandra cumanensis (Kunth) R. E. Woodson.	*Tripogandra cumanensis* Wood.	24	–	Celarier (1955).
Tripogandra disgrega (Kunth) R. E. Woodson.	*Tradescantia disgrega* Kunth	8	16	Darlington (1937).
Tripogandra elongata (G. Mey) R. E. Woodson.		–	60	Saura (1948) (2).
	Tradescantia elongata G. Mey	–	C. 50	Simmonds (1954).
Tripogandra graminea (3)	*Cuthbertia graminea* Small	6. 12. 18	–	Giles (1942).
Tripogandra grandiflora (Donn. Smith) R. E. Woodson.	*Neodonnelia grandiflora* Rose	–	32	Wu (1941).
Tripogandra pflanzii (Brückn) Rohw.	*Tripogandra pflanzii* (1)	8	–	Celarier (1955).
Tripogandra rosea (Vent.) R. E. Woodson. .	*Tradescantia rosea* Vent.	12	–	Anderson et Sax (1936).

(1) Espèce sans nom d'auteur dans le texte original.
(2) Texte original non lu.
(3) Espèce ne figurant pas dans l'Index Kewensis.

Source MNHN, Paris

le *T. grandiflora* à l'état tétraploïde, enfin le *T. cumanensis* à l'état hexaploïde. A propos de cette dernière espéce, CELARIER (1955) envisage toutefois qu'elle pourrait être un octoploïde d'une série $x = 6$; il conclut par ailleurs qu'il est possible de séparer le genre *Tripogandra* en deux groupes différant par certains critères morphologiques et cytologiques. D'autre part, malgré des résultats variables, le *T. elongata* est considéré comme appartenant á la série $x = 8$.

Nos observations caryologiques portent sur des cellules de méristèmes radiculaires. Les fixations ont été faites par le liquide de Navaschine modifié par Karpechenko; la déshydratation et l'inclusion ont été menées de la maniére habituelle. Les coupes transversales, épaisses de 8 μ, ont été soumises á la réaction nucléale de Feulgen et contrecolorées par le fast green; toutefois, nous avons été obligés, dans certains cas, d'utiliser une coloration par le violet crystal à 1 % suivant CLAUSEN-OEHLKERS (1940); cette derniére méthode est considérée comme une technique d'appoint, la premiére comme fondamentale (GUERVIN et LE COQ, 1966*a*).

Les principes d'observation, de dessin et de microphotographie sont identiques á ceux que nous avions déjá définis (GUERVIN et LE COQ, 1966*a*).

RÉSULTATS

Pour chaque espéce, l'observation de l'interphase et de la prophase des noyaux des cellules méristématiques permet de définir le type nucléaire, celle du nombre et de la morphologie des chromosomes (plaque métaphasique, caryogramme) d'établir, chaque fois que cela s'est avéré possible, l'expression graphique théorique de la garniture chromosomique (idiogramme).

1. LE TYPE NUCLÉAIRE ET LA MITOSE

Les divers *Tripogandra* étudiés présentent des noyaux interphasiques de même allure, aussi prendrons-nous comme type celui du *T. pflanzii;* nous analyserons les détails de la structure interphasique et le déroulement prophasique. Par ailleurs, il est intéressant d'envisager l'anaphase qui présente quelques caractères particuliers.

a. *Description du type :*

A l'exception des cellules qui, en position centrale, montrent une différenciation précoce et sont parfois plurinucléées (photo 1*a*, pl. XXIII), celles de la zone méristématique présentent des noyaux sphériques ou légérement allongés qui ont une taille moyenne de 9,6 μ ± 1,4 μ. Ces noyaux trés chromatiques (photo 1*b*, pl. XXIII) sont caractérisés par un réticulum dense á nombreux chromocentres parmi lesquels il est possible d'en singulariser une dizaine par leur taille plus importante qui n'excéde toutefois pas le micron. Les chromocentres nucléaires, au nombre de 4, n'apparaissent clairement qu'en déhut de prophase et laissent voir ainsi leur étroite relation avec les chromosomes á satellites. Les nucléoles à contours irréguliers se trouvent dans les proportions suivantes : 1 = 20 %, 2 = 25 %, 3 = 40 %, 4 = 15 %; le maximum trouvé égal à 4 est vraisemblablement en liaison avec la présence des chromosomes satellifères. L'apparition de longues bandelettes lors de la prophase confirme la nature réticulée à chromocentres du noyau interphasique du genre *Tripogandra.*

b. *Variations du type nucléaire :*

Les noyaux des autres espèces bien que de type fondamental identique, présentent certains détails caractéristiques qui sont résumés dans le tableau 2 ci-contre.

c. Si l'essentiel du déroulement mitotique est celui qui est classiquement décrit pour ce genre de noyau (DELAY, 1946-1948), il faut pourtant préciser que l'anaphase

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 2

Caractères nucléaires du genre *Tripogandra*

	Tripogandra pflanzii	*Tripogandra amplexicaulis*	*Tripogandra cumanensis*	*Tripogandra disgrega*	*Tripogandra warscewicziana*
Taille moyenne des noyaux	9,6 µ	11,2 µ	10,9 µ	9,5 µ	10,8 µ
Amplitude de taille nucléaire	1,4 µ	2,3 µ	1,6 µ	3 µ	2,3 µ
Nombre de nucléoles	1 = 20 % 2 = 25 % 3 = 40 % 4 = 15 %	1 = 20 % 2 = 40 % 3 = 40 %	1 = 50 % 2 = 20 % 3 = 20 % 4, 5, 6 = 10 %	2 = 20 % 3 = 60 % 4 = 20 %	1 = 50 % 2 = 40 % 3 = 10 %
Taille des nucléoles	2 – 4 µ	1,5 – 4,5 µ	1,5 – 4 µ	1,5 – 3 µ	1,5 – 4 µ
Chromocentres	Nombreux petits chromocentres et quelques gros (1 µ)				Très nombreux petits chromocentres
Chromocentres nucléolaires	4	4 ?	4 ?	4 ?	2
Réseau	Assez dense				Dense
Prophase	Caractéristique du type				
Chromaticité	+ +	+ +	+ +	+ +	+ + +

++ Chromaticité intense.
+++ Chromaticite très intense.

Source : MNHN, Paris

apparaît comme un stade relativement long pendant lequel les chromosomes-fils des différents couples se séparent d'une façon asynchrone. Certaines précautions sont donc à prendre lors de la lecture et du dénombrement des chromosomes, quelques plaques paraissant métaphasiques ne sont, en fait, que des débuts d'anaphase montrant par là-même des nombres aberrants ($2n = 18$, $2n = 28$, etc.).

II. LES CHROMOSOMES

1. *LE TRIPOGANDRA AMPLEXICAULIS* $2n = 16$ (fig. 1, pl. XX, photo 3, pl. XVIII).

L'analyse de la taille et de la forme des chromosomes à travers diverses plaques métaphasiques nous permet de dresser l'idiogramme représentatif de l'espèce (fig. 1, pl. XX).

a. *Mensurations :*

Le tableau ci-dessous révèle les différentes mensurations chromosomiques prises dans les diverses plaques étudiées; « *m* » est la moyenne arithmétique de la longueur des chromosomes d'un même couple; « M » rend compte de la taille chromosomique moyenne et « a » l'amplitude des tailles mesurées. Nous avons écrit en caractères gras le chromosome le plus représentatif qui a été utilisé lors de l'établissement de l'idiogramme.

TABLEAU 3

Mensurations des chromosomes de *T. amplexicaulis*

	Couples							
	1	2	3	4	5	6	7	8
1re plaque.....	7,7-7,3	5,5-4,9	4,4-4,2	4,2-4,0	4,0-4,0	3,6-3,6	3,7-2,8	3,2-3,2
2e plaque.....	**9,7-8,3**	**6,5-6,3**	5,9-5,0	4,9-4,7	4,5-4,4	4,2-4,0	3,6-3,4	3,6-3,4
3e plaque.....	8,5-7,3	6,5-5,7	5,7-5,7	**5,7-5,5**	4,9-4,9	**4,9**-4,9	**4,7**-4,2	3,0-2,8
4e plaque.....	8,5-6,5	5,7-5,7	5,5-5,1	4,4-4,4	4,5-4,2	4,2-4,0	3,6-3,4	3,2-3,2
5e plaque.....	7,7-7,3	6,3-5,9	**6,0**-5,9	4,9-4,9	**4,9**-4,2	4,4-4,4	4,4-4,2	**4,2**-3,6
6e plaque.....	8,9-8,5	6,5 6,5	5,9-5,7	4,9-4,7	4,0-4,0	4,0-4,0	3,6-3,4	3,2-3,2
7e plaque.....	8,9-7.7	5,9-5,9	5,5-4,9	5,1-4,9	4,4-4,2	4,2-4,4	4,0-3,6	3,4-3,2
« *m* ».....	8,05	5,98	5,38	4,80	4,36	4,18	3 75	3,31
« *a* ».....	3,2	1,6	1,8	1,7	0,9	1,3	1,9	1.4
Épaisseur moyenne.	0,7 µ							
M	4,97							

Source : MNHN, Paris

b. *Morphologie* (fig. 1, pl. XX :

Des 16 chromosomes, tantôt bien allongés, tantôt incurvés, seuls, les plus grands constituant le premier couple, sont à centromère en position submédiane; les autres ont une constriction primaire subterminale qui isole une tête chromatique d'environ 0,7 μ. Certaines figures laissent à penser qu'il existe peut-être un satellite discret sur un couple de chromosomes à constriction primaire subterminale.

c. *Idiogramme* (fig. 1*c*, pl. XX) :

Il permet de dégager les traits principaux suivants :

— un étalement des tailles de 9,7 μ pour le couple 1 à 4,2 μ pour le couple 8;

— la présence de deux chromosomes à constriction primaire submédiane et de quatorze chromosomes à constriction subterminale.

2. *Le TRIPOGANDRA CUMANENSIS* $2n = 24$ (fig. 3, pl. XXI).

Les individus cultivés dans les serres du Jardin des Plantes sont caractérisés par 24 chromosomes somatiques; leur équipement chromosomique diffère par l'état de polyploïdie de celui observé par CELARIER (1955) qui trouva, pour la même espèce, 24 bivalents dont il ne détermina pas la morphologie. Nous n'avons pu réaliser qu'un caryogramme (fig. 3*b*, pl. XXI) mettant en valeur les douze couples de chromosomes.

Les chromosomes des couples *1* et *2* sont les seuls à présenter une constriction primaire submédiane; les premiers, les plus longs, mesurent au maximum 6,5 μ et sont, le plus souvent, de forme torse; les seconds, en « V » ouvert, ont une taille égale à 5,4 μ.

Les chromosomes des autres couples sont tous à constriction primaire sub-terminale. Ceux des couples *3* et *4* presque droits, atteignent respectivement 5,3 μ et 4,9 μ de long; ceux du couple *5* sont généralement arqués et ont une longueur de 4,8 μ; ceux du couple *6*, longs de 4,5 μ, se caractérisent par le port d'un satellite de 0,5 μ relié au « Köpfchen » par un filament chromatique de 1 μ; ceux des couples *7*, *8* et *9* sont à peu près droits avec des tailles décroissantes de 4,5 μ, 4,3 μ et 4 μ; ceux des couples *10*, *11* et *12*, en forme de crochet, mesurent respectivement 4 μ, 3,8 μ et 3,6 μ.

Les tailles chromosomiques s'échelonnent donc de 6,5 à 3,6 μ avec une moyenne de 4,6 μ; les constrictions primaires sont en majorité subterminales (10 couples sur 12).

Ces chromosomes ont une épaisseur moyenne de 0,6 μ.

3. *LE TRIPOGANDRA DISGREGA ET LE T. DISGREGA VAR PUBESCENS*, $2n = 28$ (fig. 4, pl. XXII; photo 6, pl. XXIV).

Aucune différence n'existant du point de vue de la morphologie chromosomique, nous ne donnerons que les résultats concernant les 28 chromosomes somatiques du *T. disgrega* en ne résumant que les données générales qui se dégagent de nos observations.

Les mensurations des chromosomes mettent en évidence les caractères suivants :

— le plus petit chromosome, = 2 μ;
— le plus grand chromosome = 5,6 μ;
— amplitude de taille = 3,6 μ;
— taille chromosomique moyenne = 3,5 μ;
— épaisseur chromosomique moyenne = 0,6 μ;

— quatre classes de tailles :

a. Une classe comprenant 10 chromosomes de taille moyenne égale à 2,4 μ dont on peut en extraire avec certitude deux, nettement plus petits, mesurant 2 μ,

b. une classe de 6 chromosomes de taille moyenne estimée à 3,5 μ,

Source : MNHN, Paris

c. une classe de 8 chromosomes dont les tailles s'échelonnent d'un peu plus de 4 μ à 4,5 μ,

d. une classe de 4 chromosomes, nettement plus grands que les autres, de tailles comprises entre 5 μ et 5,7 μ.

L'analyse de la position des centromères permet de préciser que seuls les chromosomes de la classe « d » sont à constriction primaire sub-médiane; tous les autres sont à constriction primaire subterminale. Aucun d'entre eux ne porte de satellite.

Pour la même espèce, DARLINGTON (1937) dénombra 8 bivalents et 16 chromosomes somatiques parmi lesquels un seul couple présentait une constriction primaire submédiane.

4. *TRIPOGANDRA PFLANZII*, 2 n = 16 (fig. 2, pl. XX; photo 1, pl. XXIII).

Nous avons, pour cette espèce, réalisé une étude détaillée de l'équipement chromosomique et traduit nos résultats par un idiogramme représentatif (fig. 2*b*, pl. XX). Notre analyse porte sur sept plaques métaphasiques issues, pour la plupart, de méristèmes différents.

a. *Mensurations.*

Le tableau ci-dessous présente les mêmes caractéristiques que celui que nous avons établi pour le *T. amplexicaulis.*

TABLEAU 4

Mensurations des chromosomes de *T. pflauzii*

	Couples							
	1	2	3	4	5	6	7	8
1re plaque.....	9,3–8,5	6,5–6,5	5,2–5,0	4,9–4,9	4,9–4,2	4,9–4,5	4,5–4,5	4,1–4,1
2e plaque.....	8,9–8,5	6,5–6,1	6,1–5,6	4,9–4,9	4,2–4,2	4,9–4,5	4,5–4,5	4,1–4,1
3e plaque.....	9,7–8,1	6,3–6,1	6,5–6,7	4,9–4,9	4,9–4,2	4,9–4,5	4,5–4,1	4,5–3,7
4e plaque.....	9,3–8,9	6,5–6,5	5,2–5,2	4,9–4,9	4,9–4,2	4,0–4,0	4,5–4,1	4,5–4,1
5e plaque.....	9,3–8,9	6,5–6,5	5,6–5,6	4,9–4,9	4,9–4,5	4,0–4,0	4,5–4,1	3,7–2,7
6e plaque.....	9,3–8,3	5,1–6,1	4,9–4,6	4,8–5,0	4,9–4,5	4,2–4,0	4,3–4,3	4,5–4,3
7e plaque.....	9,7–9,7	6,7–6,1	7,0–5,5	4,9–4,9	5,0–4,9	4,9–4,9	4,7–4,5	4,1–4,1
« *m* ».....	9,0	6,3	5,6	4,9	4,6	4,4	4,4	4,0
« *a* ».....	1,6	1,6	2,4	0,2	0,8	0,5	0,6	1,8
Épaisseur moyenne.	1 μ							
M	5,4 μ							

Source : MNHN, Paris

b. *Morphologie* (fig. 2*c*, pl. XX) :

Le couple *1* comprend les deux chromosomes les plus longs, presque constamment en « V » ouvert; ils présentent une constriction primaire submédiane et un étranglement situé approximativement au milieu du plus grand des bras.

Le couple *2* est constitué de deux chromosomes à constriction subterminale, dont la masse chromatique est prolongée par un filament ténu terminé par un satellite de 1 μ.

Le couple *3* groupe deux chromosomes généralement arqués à constriction subterminale.

Le couple *4* montre deux chromosomes relativement droits, à constriction subterminale; leur centromère peu visible leur confère un aspect trapu.

Le couple *5* rassemble des chromosomes arqués.

Le couple *6*, satellifère, présente les mêmes caractères que le couple *2* à la taille près.

Les couples *7* et *8* réunissent des chromosomes généralement arqués, parfois nettement recourbés, à constriction subterminale. Précisons que les chromosomes de la paire *7* laissent voir fréquemment un clivage longitudinal.

c. *Idiogramme* (fig. 2*b*, pl. XX) :

Il permet de mettre en évidence que les tailles chromosomiques s'échelonnent de 9,7 μ pour le couple *1* à 4,5 μ pour le couple *8*, que, seul, le couple *1* montre des chromosomes à constriction primaire submédiane, les autres étant à constriction primaire subterminale et que, parmi ces derniers, deux couples (*2* et *6*) sont satellifères.

Nos observations, à l'exception de la présence des satellites des couples *2* et *6*, corroborent celles de CELARIER (1955) faites sur des bivalents méiotiques.

5. *LE TRIPOGANDRA WARSCEWICZIANA*, $2n = 12$ (fig. 5, pl. XXII; photo 5, pl. XXIV).

Nous avons retenu sept plaques métaphasiques; leur lecture, assez facile, nous a permis d'apparier les chromosomes avec certitude et de dresser l'idiogramme représentatif de la garniture chromosomique de l'espèce.

Le tableau 5 ci-contre répond aux mêmes principes que celui établi pour le *T. amplexicaulis*.

a. *Morphologie* (fig. 5*b*, pl. XXII) :

Les deux premiers couples rassemblent les chromosomes les plus grands caractérisés par une constriction primaire située aux deux-tiers de leur longueur; leur configuration contournée entraîne quelques difficultés de mensuration et explique la forte amplitude trouvée. Toutefois, les chromosomes du couple *1* se distinguent de ceux du couple *2* par leur plus grande importance et leur plus grande rectitude brachiale.

Le couple *3* groupe deux chromosomes d'identification facile puisqu'ils sont les seuls en forme de « V » et à constriction nettement submédiane.

Les trois autres couples réunissent des chromosomes à constriction primaire subterminale qui se différencient très bien par leur taille; ils peuvent être droits aussi bien que fortement incurvés. Signalons que les chromosomes du couple *4* ont un centromère large et bien visible isolant une masse chromatique terminale de 1 μ et que ceux du couple *5* sont porteurs d'un petit satellite de 0,3 μ relié au « Köpfchen » par un filament chromatique de 0,5 μ.

b. *Idiogramme* (fig. 5, pl. XXII) :

La garniture chromosomique du *T. warscewicziana* est constituée de chromosomes longs puisque les tailles correspondant au meilleur étalement sont 14 μ pour le couple *1*, 11,8 μ pour le *2*, 10,2 μ pour le *3*, 9,0 μ pour le *4*, 7,4 μ pour le *5* et 7,0 μ pour le *6*. Quatre chromosomes sont à constriction primaire deux-tiers, deux à constriction submédiane et six à constriction subterminale; parmi ces derniers deux sont satellifères.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 5

Mensurations des chromosomes de *T. warscewicziana*

	Couples					
	1	2	3	4	5	6
1re plaque.....	11,8–11,8	7,7– 8,1	9,1–8,5	8,1–7,3	6,9–6,9	5,8–6,0
2e plaque.....	12,1–10,9	**11,8**–11,3	7,7–6,9	8,1–8,0	7,3–6,9	6,9–6,5
3e plaque.....	10,9– 8,1	8,6– 8,2	9.3–7,8	**9,0**–8,6	7,4–7,2	6,6–6,2
4e plaque.....	11,7– 8,1	9,8– 8,6	8,6–8,1	7,1–7,2	6,7–6,7	6,7–6,2
5e plaque.....	12,1–10,9	10,2– 9,4	**10,2**–9,0	8,6–8,1	7,1–7,4	**7,0**–6,6
6e plaque,.....	**14,0**–10,5	8,1–10,1	9,4–9,4	8,2–7,0	7,2–**7,4**	6,8–6,2
7e plaque.....	12,5–11,7	10,9– 9,8	8,6–8,6	7,8–7,4	7,0–7,0	6,2–6,2
« *m* ».....	11,22	9'50	8,65	7,89	7,07	6,42
« *a* ».....	5,9	4,10	3,30	2,0	0,70	1,20
Épaisseur moyenne ..	1 µ					
« M »	8,45					

Discussion

Nous commencerons par analyser nos résultats relatifs au seul genre *Tripogandra* que nous comparerons ensuite au genre *Callisia* puis nous replacerons l'ensemble de la tribu des Callisiées dans le contexte déjà étudié de la famille des Commelinacées. A cet effet, nous avons résumé suivant les principes déjà énoncés (Guervin et Le Coq, 1966*a*, p. 307) les divers renseignements sur les genres *Tripogandra* et *Callisia*, dans le tableau 6 (p. 156).

I. A PROPOS DU GENRE TRIPOGANDRA

Les résultats nous montrent une certaine diversité à l'intérieur du genre *Tripogandra* et, en premier lieu, des nombres chromosomiques; ce sont donc ces derniers que nous considèrerons tout d'abord; nous verrons par la suite ce qui a trait à la morphologie chromosomique et à la structure nucléaire.

A. Nombres de base et polyploidie.

L'examen des nombres chromosomiques permet de définir plusieurs séries. Le *T. warscewicziana* à $2n = 12$ est un diploïde d'une série $x = 6$. Le *T. cumanensis* à $2n = 24$ fait partie d'une série réelle $x = 12$ dont nous avions un représentant diploïde et dont Celarier (1955) possédait un individu tétraploïde; nous sommes donc en mesure de répondre à l'alternative proposée par cet auteur qui envisageait, pour

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 6

Tableau récapitulatif des caractères chromosomiques de la tribu des Callisiées

Espèces	Tailles en μ			Satel.	Constrictions				Nombre de couples
	Moyenne	Maximale	Minimale		M. SM.	2/3	3/4	ST.	
Tripogandra amplexicaulis	4,9	9,7	4,2	1	1	–	–	7	→ 8 couples.
Tripogandra cumanensis	4,6	6,5	3,6	1	2	–	–	10	→ 12 couples.
Tripogandra disgrega	3,5	5,6	2	–	2	–	–	12	→ 14 couples.
Tripogandra pflanzii	5,4	9,7	4	2	1	–	–	7	→ 8 couples.
Tripogandra warscewiczіana	8,45	14	7,0	1	1	2	–	3	→ 6 couples.
					7 14,58 %	2 4,17 %	–	39 81,25 %	= 48 couples.
Callisia elegans	6,4	10,2	5,7	1	–	1	–	5	→ 6 couples.
Callisia insignis	3,1	5	2,2	–	–	1	–	23	→ 24 couples.
Callisia repens	6,6	11,3	4,9	1	2	–	–	4	→ 6 couples.
					2 5,55 %	2 5,55 %	–	32 88,90 %	= 36 couples.
					9 10,78 %	4 4,78 %	– –	71 84,44 %	⟶ 84 couples.

Source MNHN, Paris

cette espèce, soit un hexaploïde de série $x = 8$ soit un octoploïde de série $x = 6$; cette dernière possibilité est celle que nous estimons, théoriquement, la plus vraisemblable. Toutefois, nos résultats ne mettent pas en lumière la base originelle $x = 6$ et nous imposent la série dérivée $x = 12$; donc, cette espèce, diploïde de série $x = 12$, est très probablement un allotétraploïde de série $x = 6$.

B. Les chromosomes.

a. *Les tailles :*

Les tailles chromosomiques moyennes s'échelonnent dans l'ordre décroissant suivant : *T. warscewicziana* 8,45 μ, *T. pflanzii* 5,4 μ, *T. amplexicaulis* 4,9 μ, *T. cumanensis* 4,6 μ et *T. disgrega* 3,5 μ. Nous nous apercevons donc que, pour ces espèces, la taille chromosomique et le nombre chromosomique varient en sens contraire. Par ailleurs, la polyploïdie, dès l'ordre 4, influe également sur la taille chromosomique et éloigne apparemment des espèces de souche semblable en la diminuant telles que *T. warscewicziana* et *T. cumanensis*.

b. *Les constrictions :*

Les chromosomes des espèces du genre *Tripogandra* sont principalement à constriction primaire subterminale à l'exception de ceux du *T. warscewicziana*.

c. « *Silhouette chromosomique* » :

Nous distinguons essentiellement trois groupes :

— *Tripogandra amplexicaulis*, *T. pflanzii* et *T. cumanensis*;
— *T. warscewicziana*;
— *T. disgrega*.

Dans le premier groupe, le *T. cumanensis* diffère des deux autres par son nombre de base bien qu'il y ait une ressemblance chromosomique; il apparaît donc que la polyploïdie, dans ce cas, contribue à masquer l'origine réelle de l'espèce par le raccourcissement des chromosomes qu'elle entraîne.

Les chromosomes de *T. warscewicziana* se distinguent de ceux des autres groupes par deux caractères : leur plus grande taille et le plus grand nombre de constrictions primaires médianes et submédianes. Enfin, le *T. disgrega* se singularise par des chromosomes nettement plus petits.

C. Le type nucléaire.

Le genre *Tripogandra* est, nous l'avons vu, caractérisé par un noyau de type réticulé à chromocentres; toutefois, l'étude des variations oblige à distinguer le *T. warscewicziana* puisque son noyau est, en effet, plus chromatique et plus réticulé que ceux beaucoup plus homogènes des autres espèces. Cette coupure réalisée à l'intérieur du genre, quant à la structure nucléaire, va de pair avec celle qui se réalise à propos des chromosomes. Cette confrontation des caractères chromosomiques et nucléaires permet d'affirmer qu'il existe une relation étroite et de même sens entre l'augmentation de la chromaticité et celle du nombre des constrictions primaires médianes-submédianes. Ceci met donc en évidence qu'il existe un rapport plus étroit entre la morphologie chromosomique et la structure nucléaire qu'entre celle-ci et le nombre chromosomique.

D. Conclusion.

Le genre *Tripogandra* apparaît donc comme un genre diversifié, polyphylétique, en pleine évolution, où l'on note des phénomènes de polyploïdie. L'on y distingue essentiellement deux nombres de base originels $x = 6$ et $x = 8$ correspondant à une morphologie chromosomique différente et deux nombres de base dérivés $x = 12$ très certainement issu de $x = 6$, et $x = 14$ né probablement de $x = 6$ et $x = 8$ chez lesquels les différences morphologiques s'estompent.

Source : MNHN, Paris

II. LA TRIBU DES CALLISIÉES

Nous essaierons de dégager certains caractères essentiels de la tribu des Callisiées grâce aux résultats caryologiques que nous possédons sur deux des quatre genres la composant.

A. Nombres de base et polyploidie.

Les diverses espèces du genre *Callisia* forment une série euploïde de base $x = 6$, celles du genre *Tripogandra* s'inscrivent par contre dans les séries $x = 6$, 8, 12 et 14; ces deux genres ont donc une série commune $x = 6$. Il apparaît alors que le genre *Tripogandra* est beaucoup moins homogène que le genre *Callisia*. Cette différence s'accompagne d'une polyploïdie qui n'est pas de même nature; en effet, chez les *Callisia* nous avons noté une tendance très nette à l'autopolyploïdie (*Callisia insignis*) alors que chez les *Tripogandra* nous avons mis en évidence une allopolyploïdie.

B. Les chromosomes.

a. *Les tailles :*

Les chromosomes des diverses espèces du genre *Tripogandra* montrent une gamme de tailles plus étendue que celle fournie par ceux des différents *Callisia;* de ce point de vue, le genre *Tripogandra* paraît donc également moins homogène que le genre *Callisia.*

Si nous comparons les espèces de séries différentes, nous constatons qu'à degré de polyploïdie égale, les chromosomes qui appartiennent à la série $x = 6$ sont plus longs que ceux de la série $x = 8$, par exemple la taille moyenne des chromosomes des espèces diploïdes de la série $x = 6$ (*C. elegans*, *C. repens*, *T. warscewicziana*) est supérieure à celle des diploïdes de la série $x = 8$ (*T. pflanzii* et *T. amplexicaulis*). Il existe donc une relation étroite entre la taille des chromosomes et la série de base; moins la série est élevée, plus les chromosomes sont longs.

b. *Les constrictions primaires* (graphique 1) *:*

L'ensemble de la tribu est essentiellement caractérisé par un fort pourcentage de chromosomes à constrictions subterminales (84,44 %). Si l'on se réfère aux nombres de base, nous nous apercevons que la variabilité du type de constriction est plus importante dans la série $x = 6$ que dans la série $x = 8$.

c. « *Silhouette chromosomique* » :

Les Callisiées sont caractérisées par deux familles chromosomiques, celle de la série $x = 6$ et celle de la série $x = 8$ auxquelles il faudrait adjoindre une troisième famille, avec une seule espèce, le *T. disgrega* à $x = 14$.

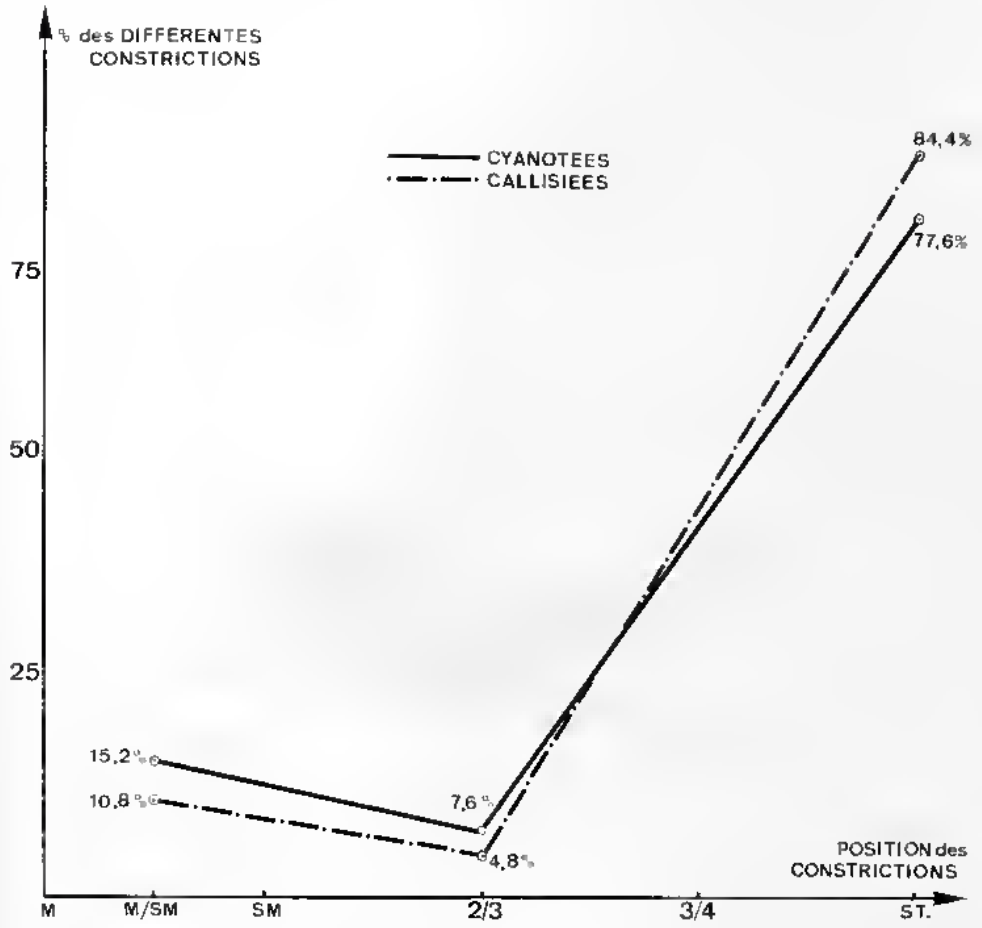
La première famille se caractérise par des chromosomes grands et épais qui montrent des types de constrictions variables. Toutefois précisons que la polyploïdie entraîne une réduction du modèle chromosomique (*T. cumanensis*, *C. insignis*). La seconde famille présente des chromosomes généralement plus petits et à constriction essentiellement subterminale.

La distinction essentiellement morphologique établie entre les genres *Callisia* et *Tripogandra* ne correspond pas à la notion de famille que nous venons de développer; en effet, si les équipements chromosomiques des divers *Tripogandra* étudiés se partagent entre les deux familles, ceux des *Callisia* n'appartiennent qu'à la famille $x = 6$. Ces deux genres possèdent donc une série commune $x = 6$ ayant une origine chromosomique semblable avec pour trait d'union évident le *T. warscewicziana* qui possède les chromosomes les plus voisins de ceux des *Callisia.*

Pour chaque famille nous pouvons tracer une courbe en portant en abcisse la longueur moyenne des couples chromosomiques et en ordonnée les différents couples

Source : MNHN, Paris

suivant l'ordre décroissant des tailles (graphiques II et III); ces courbes donnent une vue synoptique des garnitures chromosomiques composant une série; elles permettent donc de comparer plus facilement les différentes espèces.



GRAPHIQUE I

Diagramme des pourcentages des différents types de constriction primaire

Dans la série $x = 8$, les *T. amplexicaulis* et *T. pflanzii* montrent des courbes analogues, les petites variations n'étant que spécifiques (graphique II).

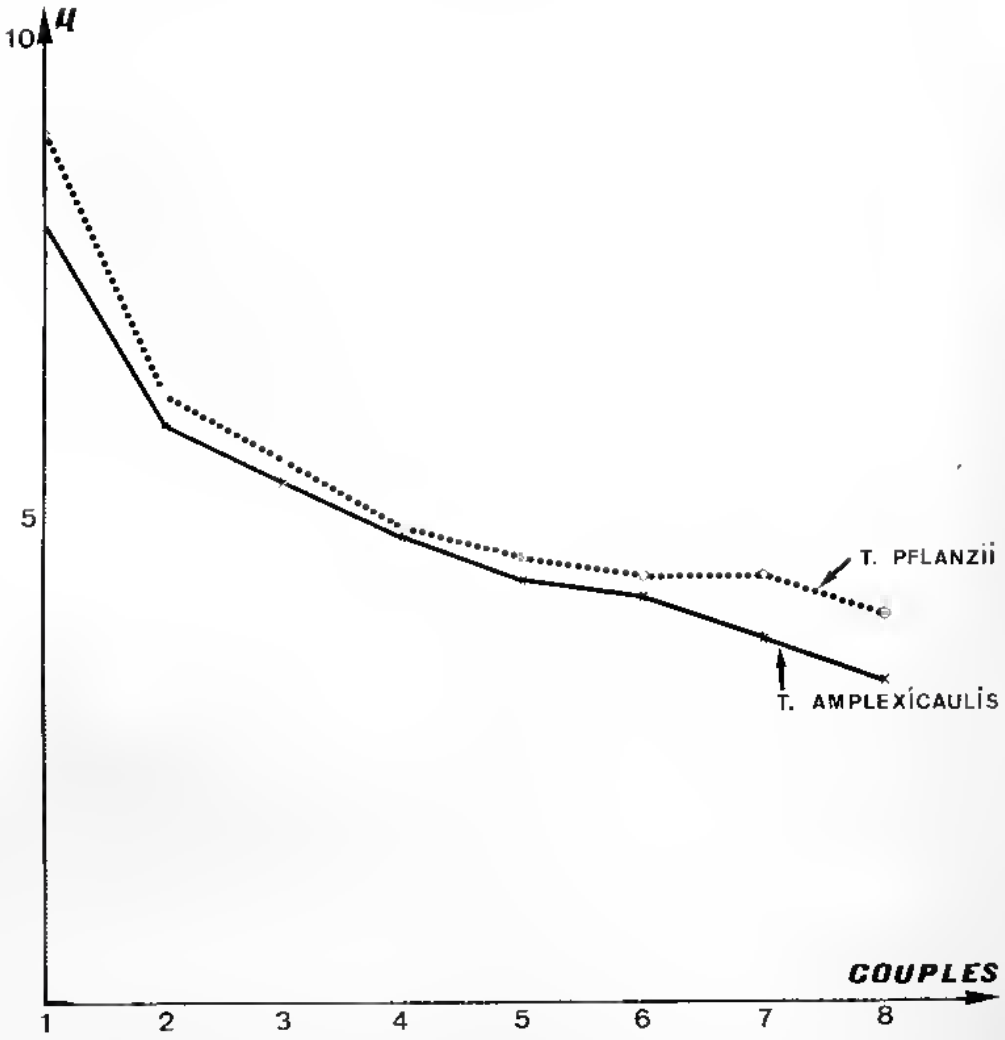
Dans la série $x = 6$, (graphique III) deux faits essentiels sont mis en évidence. En premier lieu, avec un équipement chromosomique de base identique (1 chromosome à constriction primaire submédiane, 5 chromosomes à constriction primaire subterminale), les *Callisia elegans* et *C. insignis* et le *Tripogandra cumanensis* mettent en relief l'effet de la polyploïdie, c'est-à-dire une réduction du modèle chromosomique qui se traduit, sur le graphique, par des courbes affines d'ordonnée de plus en plus petite au fur et à mesure que la polyploïdie devient plus importante.

En second lieu la taille moyenne des chromosomes est d'autant plus élevée que le nombre de constrictions submédianes est plus important, en effet si nous comparons les espèces à $2n = 12$ (*C. elegans*, *C. repens* et *T. warscewicziana*), nous remarquons que les courbes sont d'autant plus élevées qu'elles se rapportent à des espèces ayant de moins en moins de constrictions primaires subterminales.

Source : MNHN, Paris

C. Le type nucléaire.

L'ensemble de la tribu est caractérisé, du point de vue nucléaire, par une structure réticulée à nombreux chromocentres; nous pouvons distinguer suivant leur chromaticité deux groupes, d'une part le genre *Callisia* et le *T. warscewicziana*, d'autre part les autres espèces du genre *Tripogandra;* ceci fait ressortir á nouveau la position particulièrement intéressante du *T. warscewicziana.*



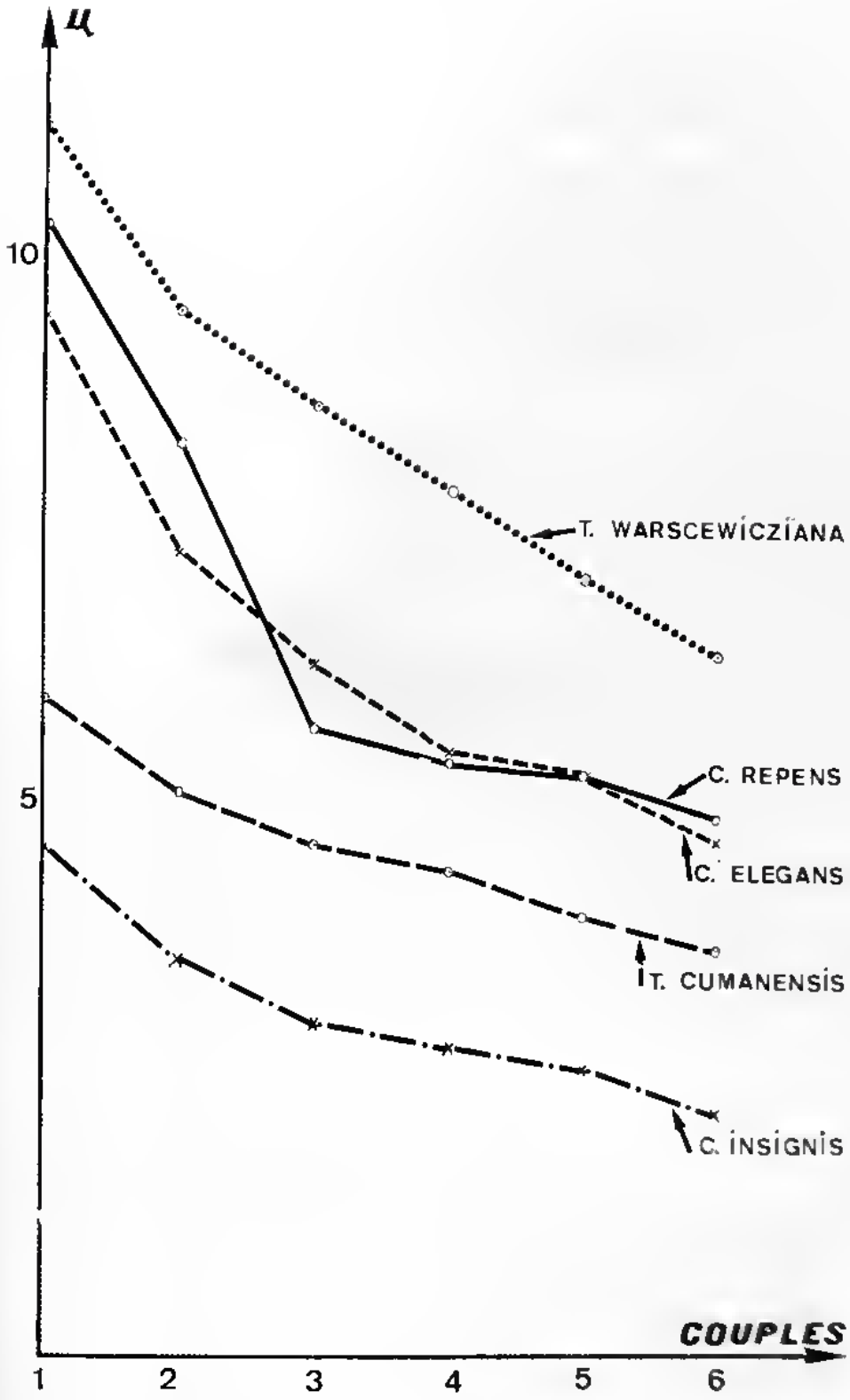
GRAPHIQUE II

Courbes représentatives des équipements chromosomiques de la série x = 8

D. Conclusion.

La tribu des *Callisiées* vue à travers ces deux genres peut être considérée comme une tribu homogène; les deux genres sont proches l'un de l'autre puisque les espèces de la série $x = 6$ du genre *Tripogandra* ont un équipement chromosomique semblable à celui des espèces du genre *Callisia;* nous mettons en évidence par des preuves caryologiques que le *T. warscewicziana* joue le rôle de charnière entre le genre *Callisia* et le genre *Tripogandra;* nous corroborons ainsi l'assertion de Woodson (1942) « *T. warscewicziana*, a species somewhat transitional to Callisia » formulée après une étude de morphologie générale.

Source : MNHN, Paris



GRAPHIQUE III

Courbes représentatives des équipements chromosomiques de la série x = 6

Source : MNHN, Paris

III. CALLISIÉES ET AUTRES COMMELINACÉES

Dans le but de situer la tribu des Callisiées dans le contexte général de la famille des Commelinacées, nous intégrerons ces derniers résultats à ceux que nous avons précédemment obtenus á propos des Commelinacées, Cochliostematées, Zébrinées et Cyanotées.

Par leur structure nucléaire réticulée á chromocentres, les Callisiées se rapprochent des Cochliostematées et plus particuliérement des Zébrinées.

Par leur taille chromosomique, elles s'apparentent, tantôt par l'ensemble du genre *Callisia* et les espéces de base $x = 6$ du genre *Tripogandra*, au groupe Cochliostématées-Zébrinées, tantôt au groupe Commelinées-Cyanotées par les espèces de base $x = 8$ et $x = 14$ du genre *Tripogandra*.

La tribu des Callisiées admet, comme position principale de la constriction primaire, la position subterminale et est, á ce titre, comparable á la tribu des Cyanotées (graphique 1).

Les Callisiées laissent entrevoir un phénoméne chromosomique qui prend toute son ampleur chez le *Callisia elegans*. En effet, chez cette espéce, á un ensemble de chromosomes longs correspond une majorité de constrictions primaires subterminales, observation en contradiction apparente avec ce que nous avions conclu á propos des autres Commelinacées; ceci nous conduit à penser que nous sommes là en présence d'une évolution secondaire se caractérisant á la fois par l'augmentation de la chromaticité et du volume des chromosomes et par la diminution du pourcentage des constrictions primaires submédianes.

La tribu des Callisiées montre par ses nombres de base des affinités diverses avec les autres tribus. Les espéces de la série $x = 6$ sont d'autant plus voisines de celles des Zébrinées qu'elles répondent de façon semblable à la polyploïdie; les autres de séries $x = 8$ et $x = 14$ montrent des relations indécises avec les Commelinées. Toutefois, ces rapprochements sont d'une valeur relative car les génomes appartiennent à des familles chromosomiques qui ne sont pas complétement analogues.

Nous pouvons donc dire que la tribu des Callisiées paraît du point de vue évolutif plus stable que celle des Zébrinées à laquelle elle s'apparente le plus et qu'elle se trouve sensiblement au même niveau d'évolution que celles des Cyanotées.

A l'intérieur de la famille des Commelinacées, nous pouvons envisager deux grands phylums en correspondance assez étroite avec la répartition géographique des tribus les constituants. L'un groupe les Cochliostématées, Zébrinées et Callisiées originaires pour la plupart du Nouveau Monde, l'autre les Commelinées et Cyanotées essentiellement de l'Ancien Monde.

Résumé

Au cours de ce travail, les dénombrements chromosomiques ont été effectués chez cinq espèces et une variété :

Tripogandra amplexicaulis, $2n = 16$;
Tripogandra cumanensis, $2n = 24$;
Tripogandra disgrega, $2n = 28$;
Tripogandra disgraga var. *pubescens*, $2n = 28$;
Tripogandra pflanzii, $2n = 16$;
Tripogandra warscewicziana, $2n = 12$.

L'analyse des chromosomes (taille et constriction) a permis de dresser les idiogrammes caractéristiques des trois espèces suivantes : *T. amplexicaulis*, *T. pflanzii* et *T. warscewicziana*.

Source : MNHN, Paris

Puis nous avons déterminé les traits caractéristiques de la tribu des Callisiées qui nous ont permis de dégager les conclusions suivantes :

a. la structure nucléaire est réticulée à chromocentres;

b. Les nombres de bases $x = 6, 8, 12, 14$ se répartissent en deux familles chromosomiques différentes;

c. La position principale de la constriction primaire est de type subterminale;

d. la polyploïdie est de type autoploïde chez le genre *Callisia* et alloploïde chez le genre *Tripogandra;*

e. Le *Tripogandra warscewicziana*, par tous ses caractères caryologiques, apparaît comme un terme de passage entre les *Callisia* et les autres *Tripogandra.*

Dans le contexte général de la famille des Commelinacées, la tribu des Callisiées s'apparente à la tribu des Zébrinées et présente des points communs avec les Cyanotées.

Summary

1. Chromosome counts (observations on root-tips) :

Tripogandra amplexicaulis, $2n = 16$;
Tripogandra cumanensis, $2n = 24$;
Tripogandra disgrega, $2n = 28$;
Tripogandra disgrega var. *pubescens*, $2n = 28$;
Tripogandra pflanzii, $2n = 16$;
Tripogandra warscewicziana, $2n = 12$;

2. Karyotypes of three species are set up (*T. amplexicaulis*, *T. pflanzii* and *T. warscewicziana*);

3. It appears that nuclear organization is reticulated with chromocenters;

4. The following basic numbers are found : $x = 6, 8, 12$ and 14; these basic numbers show two different chromosome types;

5. The tribe shows a subterminal primary constriction as principal position;

6. The *Callisia* is autoploïd, the *Tripogandra* alloploïd;

7. It may be stated that the *Tripogandra warscewicziana* is a transitional species between the genus *Callisia* and *Tripogandra.*

Zusammenfassung

1. Die Chromosomenzahlung von 5 Arten einer Avart ergab folgendes :

Tripogandra amplexicaulis, $2n = 16$;
Tripogandra cumanensis, $2n = 24$;
Tripogandra disgrega, $2n = 28$;
Tripogandra disgrega var. *pubescens*, $2n = 28$;
Tripogandra pflanzii, $2n = 16$;
Tripogandra warscewicziana, $2n = 12$;

2. Dabei werden die Karyotypen von 3 Arten herausgearbeitet (*T. amplexicaulis*, *T. pflanzii* und *T. warscewicziana*).

3. Die Kernstrucktur ist chromatinkornichtig netzförmig.

4. Die ursprünglichen Zahlen ($x = 6, 8, 12$ und 14) verteilen sich auf 2 chromosomisch verschiedene Familien.

5. Die Hauptposition der ursprünglichen Konstriction erweist sich als subterminal.

6. *Callisia* ist autoploïd, *Tripogandra* alloploïd.

7. Infolge all dieser Kerncharaktere erscheint *T. warscewicziana* als ein vorübergehendes Zwischenglied zwischen *Callisia* und *Tripogandra.*

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Anderson (E.) et Sax (K.), 1936. — A cytological monograph of the American species of *Tradescantia*. *Bot. gaz, 97,* p. 433-476.

Celarier (R. P.), 1955. — Cytology of the Tradescantiae. *Bull. Torr. Bot. Club, 82,* p. 30-38.

Clausen (J.) et Oehlkers (F.), 1940. — Ueber chromosomen Faerburg mit gentian violett. *Zeitsch. f. Bot., 36,* p. 55-62.

Darlington (C. D.), 1937. — Chromosome behaviour and structural hybridity in the Tradescantiae II. *J. génét., 35,* p. 259-280.

Delay (C.), 1946-48. — Recherche sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. *Rev. Cytol. et Cytophysiol. végét., 9,* p. 169-223 et *10,* p. 103-229.

Giles (N. H. Jr.), 1942. — Autopolyploidy and geographical distribution in *Cuthbertia graminea* Small. *Am. J. Bot., 29,* p. 637-645.

Guervin (C.) et Le Coq (C.), 1965. — Caryologie du *Callisia elegans* Alex., *Bull. Soc. Bot. Fr., 112,* p. 225-233.

Guervin (C.) et Le Coq (C.), 1966 *a*. — Caryologie des Commélinacées : Application à quelques problèmes relatifs à leur évolution. *Rev. Cytol. et Biol. végét., 29,* p. 267-328.

Guervin (C.) et Le Coq (C.), 1966 *b*. — Caryologie des Commélinacées : II. — Les *Callisia repens* L. et *C. insignis* C. B. Clarke. *Bull. Mus.* Paris, 2e série, *38,* p. 497-506.

Heitz (B.), 1967. — Commelinacées. *Inform. an. de Caryosyst. et Cytogén.* Cahier nº 1.

Lewis (W. H.), Suda (Y.) et Oliver (R. L.), 1967. — Chromosome numbers of Phanerogams, 2. *Ann. Missouri Bot. gard., 54,* p. 178-180.

Matsuura (H.) et Sutô (T.), 1935. — Contributions to the Idiogram study in Phanerogamous Plants. — I., *Journ. of the Fac. of Science, Hokkaido Imp. Univers.,* série V, Botany, *5,* p. 33-75.

Mitsukuri (Y.) et Kobayashi (K.), 1962. — Cytological studies in Commelinaceae : chromosome numbers and Karyotypes of some species. *Kromosomo,* p. 51-52, p. 1734-1739 (3).

Pichon (M.), 1946. — Sur les Commelinacées. *Not. syst., 12,* p. 217-242.

Saura (F.), 1948. — Cienc. Invest., p. 435 (3).

Simmonds (N. W.), 1954. — Chromosome behaviour in some tropical plants. *Heredity, 8,* p. 139-146.

Woodson (R. E. Jr.), 1942. — Commentary on the north american genera of Commelinaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard., 29,* p. 141-154.

Wu (S. H.), 1941. — Cytological studies on *Spironema fragrans* Lindl. and certain other Commelinaceae. *Pap. Mich. Acad. of Sci., Arts and Letters, 27,* p. 117-135.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

(3) Article non consulté dans le texte.

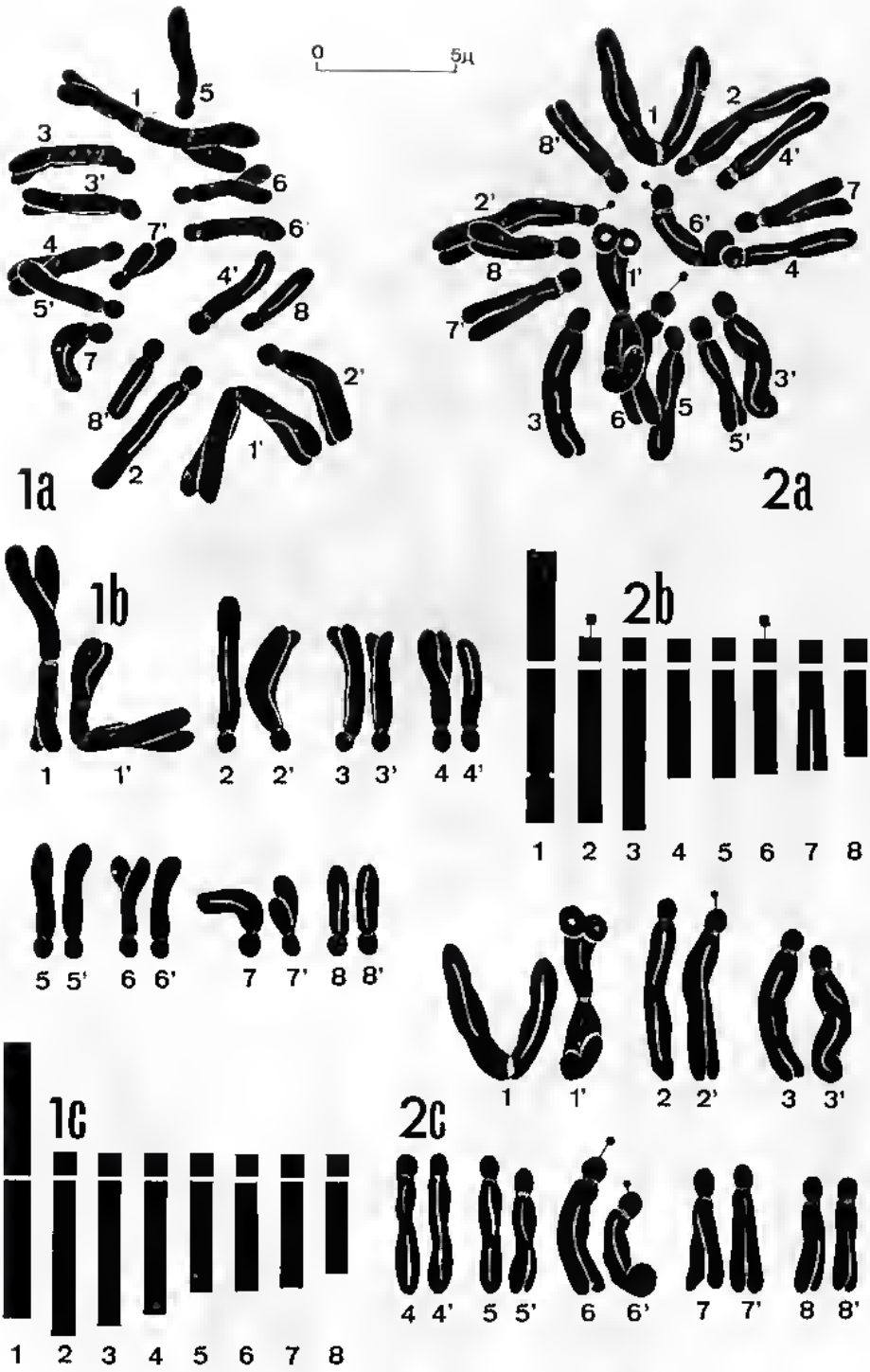
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Planche XX

1*a*. *Tripogandra amplexicaulis* (plaque équatoriale) 1*b*. *Tripogandra amplexicaulis* (caryogramme); 1*c*. *Tripogandra amplexicaulis* (idiogramme); 2*a*. *Tripogandra pflanzii* (plaque équatoriale); 2*b*. *Tripogandra pflanzii* (idiogramme); 2*c*. *Tripogandra pflanzii* (caryogramme).

Source : MNHN, Paris



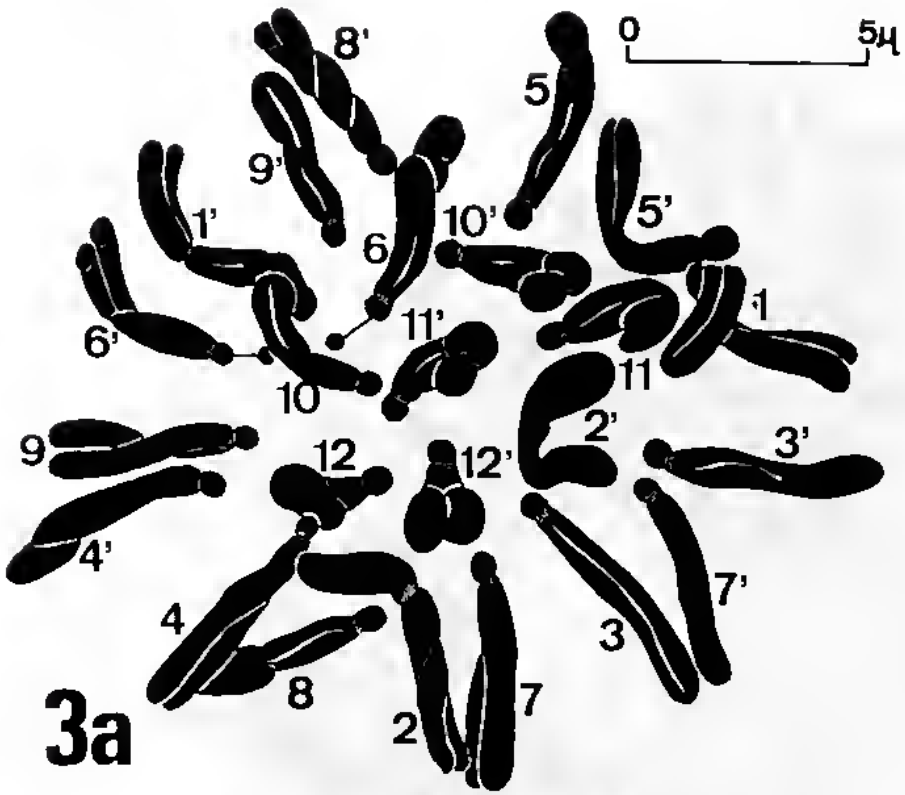
BIBL. DU MUSEUM D HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

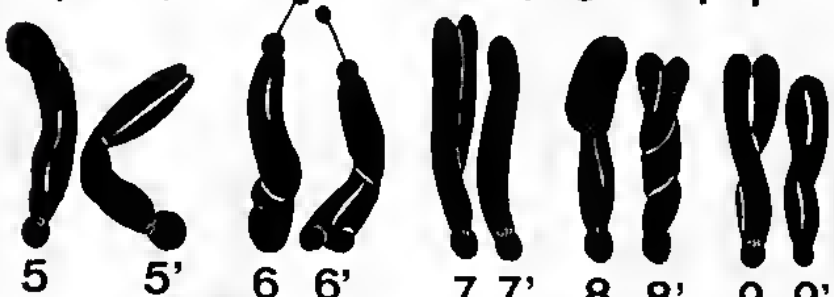
Planche XXI

3*a*. *Tripogandra cumanensis* (plaque équatoriale); 3*b*. *Tripogandra cumanensis* (caryogramme).

Source : MNHN, Paris



3a



3b

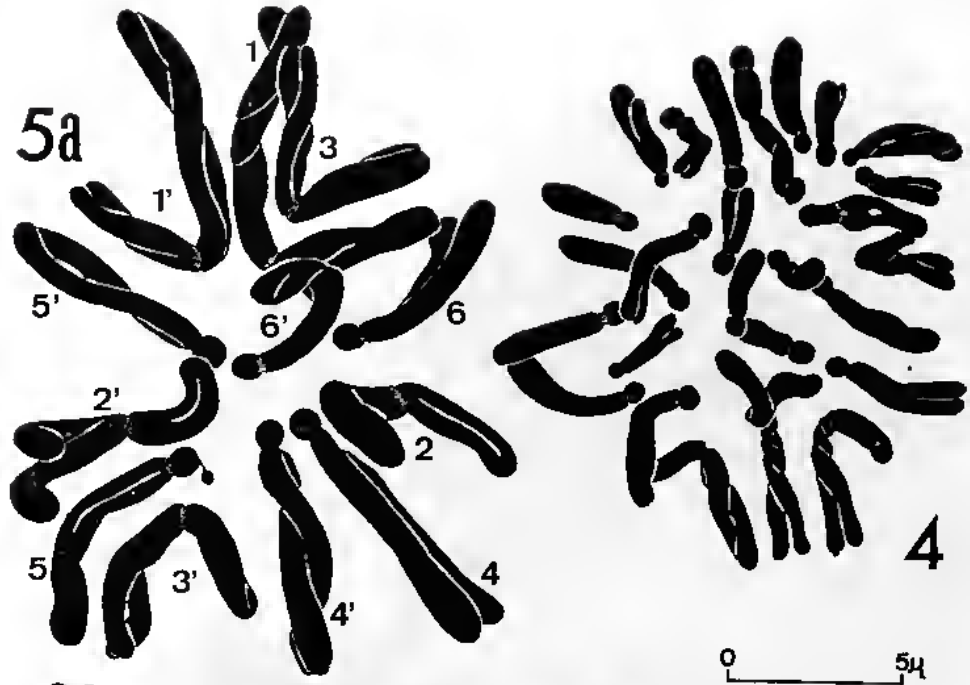
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

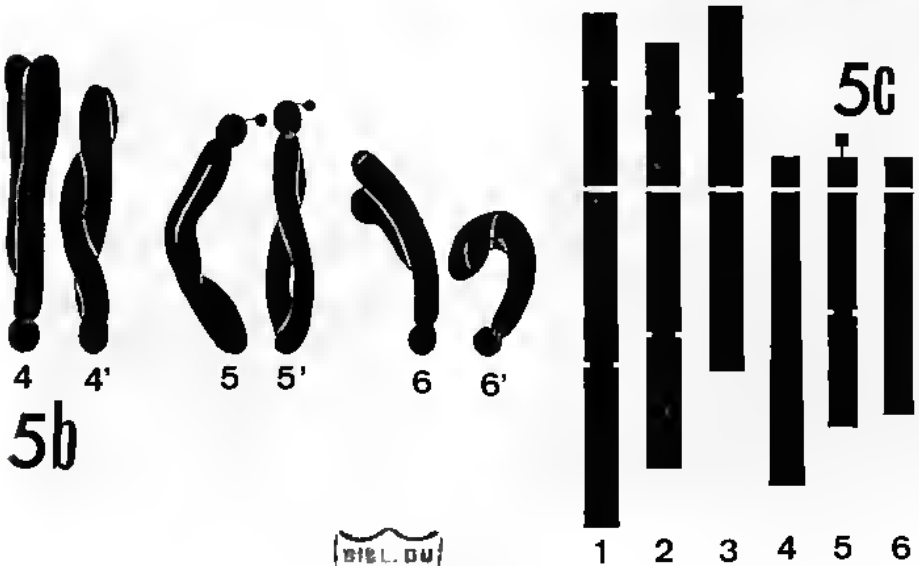
Source : MNHN, Paris

Planche XXII

1. *Tripogandra disgrega* (plaque équatoriale); 5*a*. *Tripogandra warscewicziana* (plaque équatoriale); 5*b*. *Tripogandra warscewicziana* (caryogramme); 5*c*. *Tripogandra warscewicziana* (idiogramme).

Source : MNHN, Paris





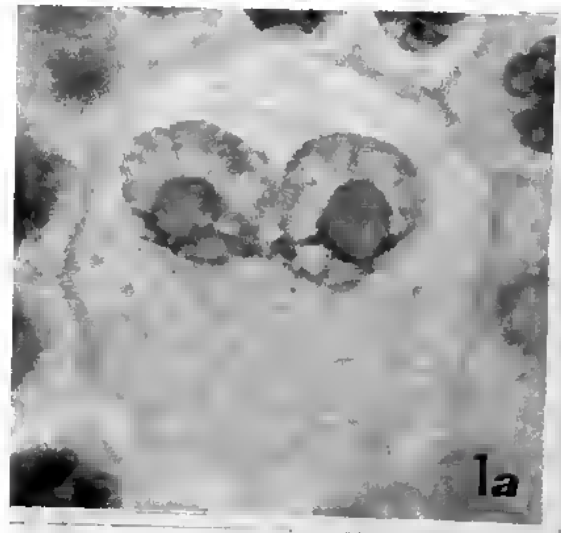
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

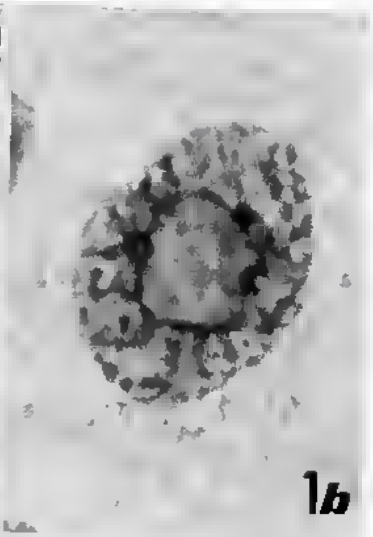
Source : MNHN, Paris

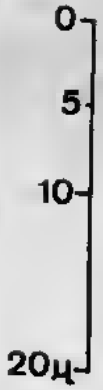
Planche XXIII

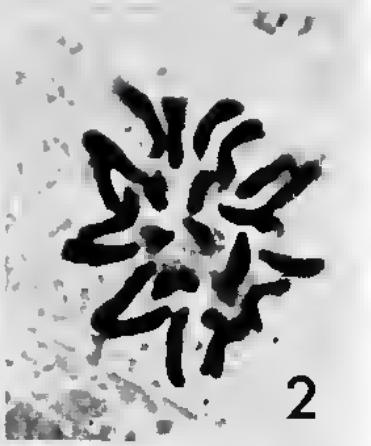
1*a*. *Tripogandra pflanzii* (cellule centrale binucléée); 1*b*. *Tripogandra pflanzii* (noyau interphasique); 1*c*. *Tripogandra pflanzii* (plaque équatoriale). 2. *Tripogandra cumanensis* (plaque équatoriale); 3*a*. *Tripogandra pflanzii* (plaque équatoriale) 3*b*. *Tripogandra pflanzii* (noyau interphasique.).

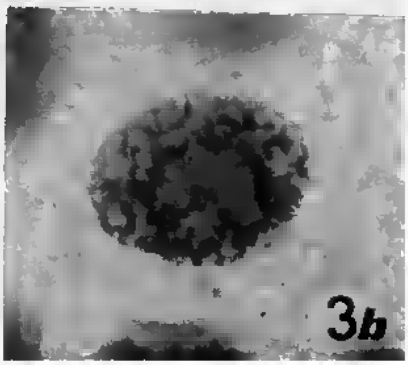
Source : MNHN, Paris











BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

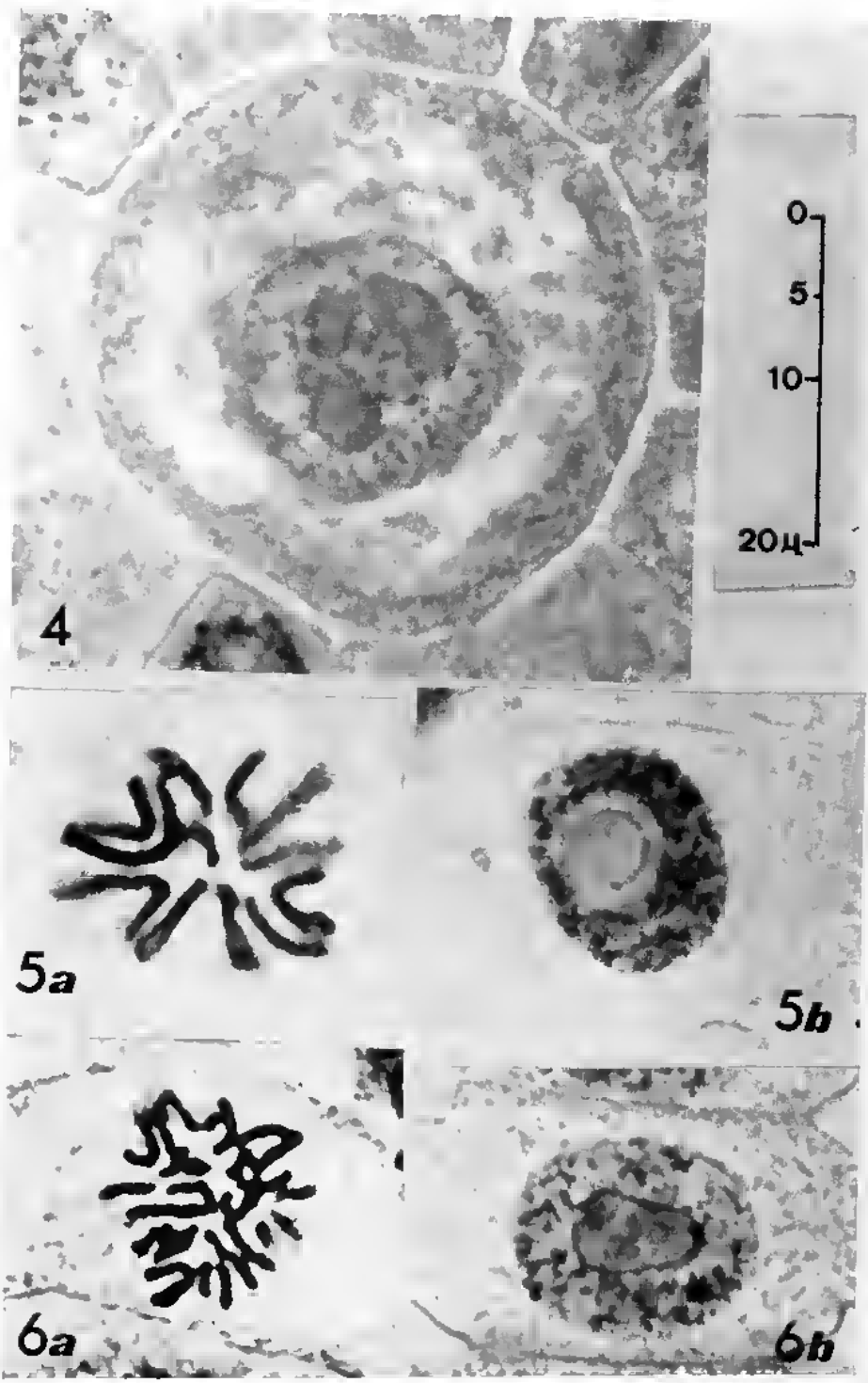
S 564022 6

Source MNHN, Paris

Planche XXIV

4. *Tripogandra cumanensis* (noyau d'une cellule centrale); 5*a*. *Tripogandra warscewicziana* (plaque équatoriale); 5*b*. *Tripogandra warscewicziana* (noyau interphasique); 6*a*. *Tripogandra disgrega* (plaque équatoriale); 6*b*. *Tripogandra disgrega* (noyau interphasique).

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CONSIDÉRATIONS CARYO-ÉVOLUTIVES À PROPOS DES BROMÉLIACÉES, COMMÉLINACÉES ET SCITAMINÉES

par

C. GUERVIN, J.-L. HAMEL, C. LE COQ

La classification des Monocotylédones a posé aux systématiciens de nombreux problèmes qu'ils ont résolus de façons fort diverses. Il ne s'agit pas ici de les examiner tous à notre tour. Il nous a simplement paru utile de rechercher les rapports évolutifs pouvant exister entre les familles qui ont fait l'objet de travaux caryologiques présentés, soit dans les premiers essais de caryo-taxinomie publiés en 1965 (les Broméliacées), soit dans ce volume-ci (les Commélinacées et les familles de l'ordre des Scitaminées).

Ces familles, en effet ont été reliées assez étroitement les unes aux autres (fig.1) spécialement par KIMURA (1956) et par HUTCHINSON (1959), qui admettent l'existence d'un phylum où les Commelinales se trouvent à la base, où les Broméliales constituent un palier intermédiaire, et qui s'achève actuellement avec les Zingibérales (les Scitaminées). DEYL (1955) les rassemble dans un même système évolutif qu'il nomme « sepaloïd evolutionary group » constituant l'ordre des Bromeliales de son système de classification, et distingue d'une part un tronc principal groupant trois familles caractérisées par la possession le plus souvent de fleurs régulières : les Commelinacées, les Broméliacées, ainsi que les Mayacacées pour lesquelles nous regrettons de ne pas avoir de données caryologiques, d'autre part un rameau latéral rassemblant les diverses Scitaminées aux fleurs toujours plus ou moins irrégulières. De son côté, HEGNAUER (1963), en se fondant sur des preuves de nature chimique, rapproche ces familles.

Il nous semble donc intéressant de confronter nos résultats à ces diverses hypothèses taxinomiques en utilisant les caractères caryologiques suivants : la structure nucléaire, la dimension des chromosomes, le nombre chromosomique de base, rassemblés dans le tableau de la figure 2, ainsi que le degré de polyploïdie atteint par chaque famille.

Pour les caractères ainsi retenus, les travaux poursuivis au laboratoire de Biologie Végétale Appliquée, tant sur les Dicotylédones que sur les Monocotylédones, ont permis de dégager les quelques lignes évolutives générales que voici :

1. Un type nucléaire réticulé est moins évolué qu'un type semi-réticulé, lui-même plus primitif qu'un type aréticulé;

2. La réduction du réticulum chromatique est accompagnée d'un raccourcissement concomitant des chromosomes. C'est ainsi qu'il paraît raisonnable d'admettre qu'une espèce évoluée aura un équipement de chromosomes dont la majorité est de petite taille;

Source : MNHN, Paris

3. Une espèce sera jugée d'autant plus évoluée qu'elle possède un nombre de chromosomes qui laisse moins paraître le nombre de base originel; elle est d'autant moins capable d'évolution que son degré de polyploïdie est élevé.

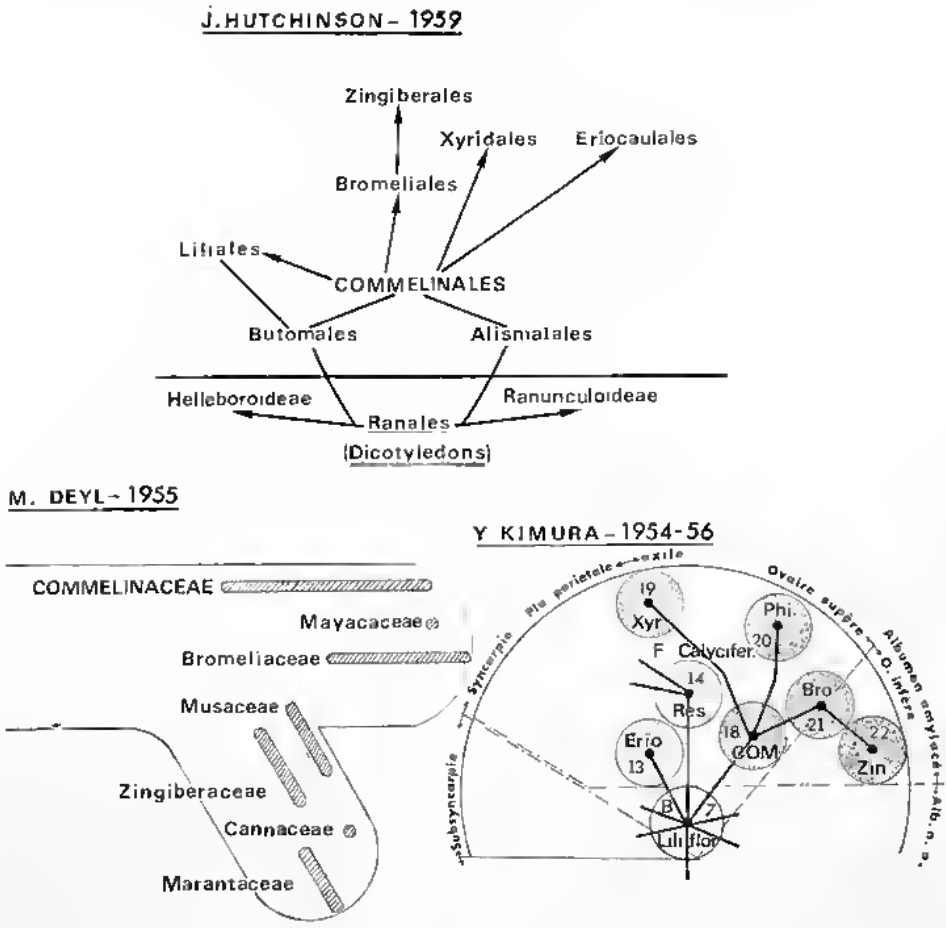


Fig. 1. — Positions systématiques des Commélinacées, Broméliacées et Scitaminées

En fonction de ces trois critères envisageons qu'elle a pu être l'évolution de cet ensemble de familles.

Les Commélinacées, possédant des nombres de base originels, dérivés et secondairement dérivés, des chromosomes dont la longueur varie de 14 à 1,2 μ, des structures nucléaires réticulées et semi-réticulées, où le réticulum peut-être parfois très léger forment une famille qui réunit toutes les possibilités évolutives du groupe.

Les Broméliacées, qui présentent des nombres de base très certainement dérivés et secondairement dérivés, des chromosomes nombreux et fort petits, ce qui indique un degré élevé de polyploïdie, constituent une famille hautement évoluée. Elles possèdent cependant une structure nucléaire de type réticulé à nombreux chromocentres qui devrait être considérée comme primitive. En fait il est vraisemblable d'admettre que ce type de structure a été acquis secondairement en même temps que se multipliait le nombre des chromosomes; d'ailleurs, chez les Tillandsiées en particulier, le réseau diminue en même temps qu'augmente la taille des masses chromocentriques interphasiques (chromocentres composés d'un type particulier) et le nombre de celles-ci s'accroît en fonction du nombre des chromosomes. Il ne semble donc pas s'agir

Source : MNHN, Paris

d'une structure nucléaire réticulée typique, mais d'une structure plus évoluée qui paraît d'ailleurs ne se rencontrer que chez les Broméliacées. Par ce caractère encore, celles-ci ne seraient pas primitives.

Familles	Structure nucléaire	Chromosomes	
		Taille	Nombres de base
Commelinacées..	Réticulée à semi-réticulée à chromocentres.	14 μ à 1,2 μ	6, 8, 10, 12, 13, 15, 18 et 19.
Broméliacées ...	Réticulée à nombreux chromocentres.	0,5 μ à 0,3 μ	8, 9 et 25.
Musacées	Plus ou moins semi-réticulée à chromocentres.	3,5 μ à 0,7 μ	6, 7, 9, 10 et 11.
Zingiberacées ..	Semi-réticulée à presque aréticulée.	3,2 μ à 0,8 μ	9, 11, 12 et 17.
Cannacées	Semi-réticulée	3 μ à 1,6 μ	9.
Marantacées....	Semi-réticulée à aréticulée	2,5 μ à 0,5 μ	4, 6, 7?, 11, 12, 13 et 14.

FIG. 2. — Tableau récapitulatif des divers critères caryologiques utilisés

Les Musacées *sensu lato* (Musacées au sens de NAKAI, Strélitziacées, Héliconiacées) ont une structure nucléaire semi-réticulée, où le réticulum est toujours bien marqué, des nombres de base dérivés et des chromosomes courts dont les plus grands atteignent ou dépassent cependant 3 μ. Elles semblent être à un degré d'évolution moyen. Il est sensiblement inférieur à celui qu'occupent les Zingibéracées *sensu lato* (y compris les Costacées) dont les noyaux semi-réticulés montrent un réticulum très fin, tendant à raccourcir ses éléments chez certaines espèces qui ont alors un noyau presque aréticulé et dont les nombres de base sont le plus souvent dérivés et même secondairement dérivés.

Les Cannacées occupent une place à part, car elles paraissent moyennement évoluées si l'on en juge d'après leurs caractères nucléaires (des noyaux semi-réticulés vrais, des chromosomes relativement grands puisque leur longueur varie entre 3 et 2 μ, un seul nombre de base dérivé et stabilisé) et sont au contraire très différenciées par la constitution très irrégulière de leurs fleurs qui n'ont plus qu'une demi-étamine fertile.

Les Marantacées enfin montrent un degré d'évolution apparemment plus élevé que les autres Scitaminées, par leur morphologie florale d'abord, par leurs caractères caryologiques surtout : leurs noyaux sont ou semi-réticulés, mais le réticulum est très ténu et peu dense, ou aréticulés; leurs nombres de base sont généralement dérivés et secondairement dérivés, mais il arrive, sans doute à la suite de phénomènes complexes, que certaines espèces retrouvent les nombres de base originels; enfin leurs chromosomes sont courts (moins de 2,5 μ). Par certains côtés comparables aux Commélinacées, les Marantacées paraissent cependant plus évoluées qu'elles, puisqu'elles n'ont pas de noyaux réticulés.

Si nous confrontons les résultats d'ordre caryologique que nous venons de recenser à ceux d'ordre morphologique et chimique retenus par les systématiciens, il apparaît

Source : MNHN, Paris

difficile de relier les Commélinacées aux Scitaminées à travers les Broméliacées comme le suggèrent KIMURA et HUTCHINSON. Les Broméliacées en effet, ne peuvent guère constituer un terme de passage, car elles semblent être très évoluées.

Par contre la majorité de nos résultats sont en accord avec les propositions de DEYL et nous pouvons, après lui avoir apporté quelques modifications de détail, utiliser le schéma qu'il présente page 134, pour résumer nos conclusions : les Commélinacées y occupent une position identique, reflétant les caractères ancestraux qu'elles ont gardés et leurs grandes possibilités évolutives. Les Broméliacées semblent être d'après leurs caractères caryologiques plus évoluées que ne le laissent supposer leurs caractères morphologiques, de telle sorte qu'il nous paraît nécessaire de les faire commencer plus haut dans le tronc principal. De même nous trouvons à la base du rameau, qui est propre aux Scitaminées, les Musacées, puis les Zingibéracées *sensu lato*; mais il convient, nous semble-t-il, de décaler légèrement l'origine de celles-ci vers une région plus « évoluée » de ce rameau. Enfin nous croyons devoir rapprocher les Cannacées des Marantacées tout en admettant que les premières sont plus primitives que les secondes dont l'évolution ne serait pas actuellement achevée (fig. 3).

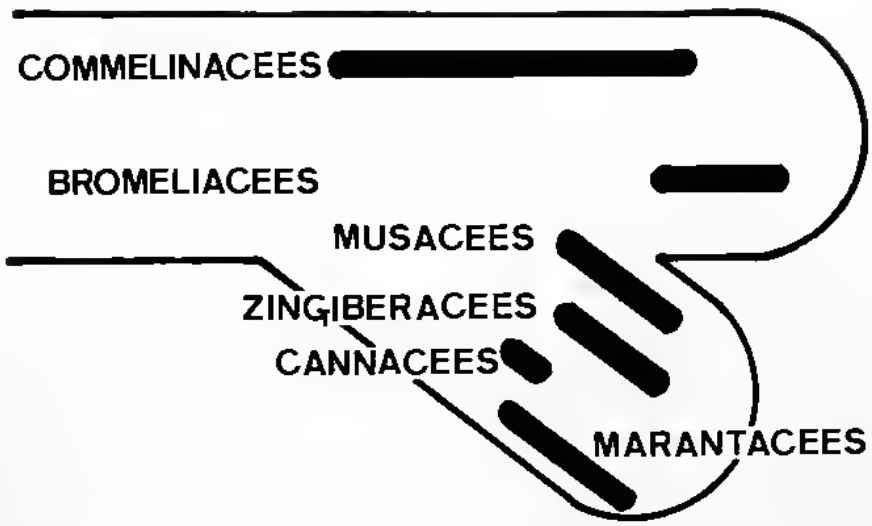


FIG. 3. — Schéma évolutif de l'ordre des Broméliales

Il semble donc exister réellement un ordre des Broméliales, tel que DEYL le définit, groupant toutes les Monocotylédones présentant un périanthe où se réconnaissent des pièces sépaloïdes, puisque les caractères morphologiques, caryologiques et même chimiques suggèrent le rapprochement des Commélinacées, des Broméliacées et de l'ensemble des Scitaminées.

Résumé

L'étude des Broméliacées, des Commélinacées et des Scitaminées reposant sur la structure nucléaire, la taille et le nombre de base des chromosomes ainsi que sur la polyploïdie, permet de préciser que le groupement proposé par DEYL (sepaloid evolutionary group) et les parentés fondées sur des analyses chimiques (HEGNAUER) se retrouvent au niveau de la caryologie.

Source : MNHN, Paris

Summary

The study of the Bromeliaceæ, the Commelinaceæ, and the Scitamineæ based on the nuclear structure, the size and the basic number of chromosomes as well as polyploidy, permits the observation that the grouping proposed by DEYL (sepaloid evolutionary group) and the relationships based on chemical analysis (HEGNAUER) reappear at the caryological level.

Zusammenfassung

Die Forschung über die Bromeliaceæ, die Commelinaceæ und die Scitamineæ, welche sowohl auf der Kernstruktur, der Grösse und der ursprünglichen Chromosomenzahl als auch auf der Polyploide beruht, erlaubt uns die Gruppierung von DEYL (sepaloid evolutionary group) genau festzustellen und die Verwandtschaften auf chemische Analysen beruhend (HEGNAUER) finden sich erneut auf karyologischem Niveau.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Bisson (S.), Guillemet (S.) et Hamel (J. L.), 1968. — Contribution à l'étude caryotaxinomique des Scitaminées. *Mémoires du Muséum,* nouv. sér., B, Botanique, *18,* p. 59-145.

Deyl (M.), 1955. — The evolution of the plants and the taxonomy of the monocotyledons. *Acta Mus. Nat. Pragae, 11,* B, 6, p. 1-143.

Gauthé (J.), 1965. — Contribution à l'étude caryologique des Tillandsiées. *Mémoires du Muséum.* nouv. sér., sér. B, Botanique, *16,* p. 39-59.

Guervin (C.), Le Coq (C.), 1965. — Caryologie du *Callisia elegans* Alex. *Bull. Soc. Bot. France, 112,* 225-233.

——, 1966 *a.* — Caryologie des Commelinacées : application à quelques problèmes relatifs à leur évolution. *Rev. Cytol. et Biol. végét., 29,* p. 267-328.

——, 1966 *b.* — Caryologie des Commelinacées : II. Les *Callisia repens L. et C. insignis* C. B. Clarke. *Bull. Mus.* Paris, 2e série, *38,* p. 497-506.

Hegnauer (R.), 1963. — Chemotaxonomie der Pflanzen. t. II. Bickhäuser édit., Basel und Stuttgart, p. 1-540.

Hutchinson (J.), 1960. — The families of flowering plants. I. Monocotyledons. 2e édit., Oxford universit. Press édit., Londres, p. 1-310.

Le Coq (C.), Cuervin (C.), 1968. — Caryologie des Commelinacées : III. Le genre *Tripogandra* Raf. *Mémoires du Muséum,* nouv. sér., sér. B, Botanique, *18,* p. 147-164.

Kimura (Y.), 1956. — Système et phylogénie des Monocotylédones. *Not. syst., 15,* p. 137-159.

Nakai (T.), 1941. — Notulae ad plantas Asiae orientalis. XVI. *J. Jap. Bot., 17,* p. 200-203.

Weiss (H. E.), 1965. — Etude caryologique et cyto-taxinomique de quelques Broméliacées. *Mémoires du Muséum,* nouv. sér., sér. B, Botanique, *16,* p. 9-38.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Imprimerie Nationale. — 8 564022 G

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris